1975

Zool. Jb. Physiol. Bd. 79, S. 33—69 (1975)

Institut für Allgemeine Zoologie und Experimentelle Morphologie
Fachbereich Biologie — Freie Universität Berlin

Zur Orientierung junger Honigbienen bei ihrem 1. Orientierungsflug[1])

The Orientation of Young Honey Bees on their First Orientation Flight

Von Jochen Vollbehr

Mit 13 Abbildungen

Abstract

I. 1. The first orientation flight of young honeybees is initiated by a social alarm. At given times elder bees raise a signal through agitating runs to which young bees respond with characteristic changes in their behavior: they commence excited runs, and they respond positive phototactically. Thus they are led to the open air. Many bees responding in the same way then cause the so-called "Vorspiel".

Beginning with their 5th day of life young bees respond to the social alarm; this coincides with the performance of orientation flights.

During the first days of life phototactic responses of bees towards low light intensities depend on age leading to a maximum level at the 5th day of life. This might explain the response to the social alarm at this age.

2. Young bees perform their first orientation flight without any dance information.

3. The social alarm is interpreted as a "sozialer Zeitgeber", and all results are discussed due to this.

II. 1. For their first orientation flight bees turn to the hive entrance immediately after leaving the hive. Thus facing the hive front they fly alongside in a zigzag-course for 7—10 seconds. Then they start circling and depart in a certain direction. The entire flight takes about 4 minutes.

2. Young bees require just one departure in order to become acquainted with the location of their nesting site. The position of the hive entrance at the apiary is determinable either through an optical mark at the hive and/or through its position in relation to optical marks in certain distances.

By the spatial description of the zigzag-course the question is raised, whether the binocular visual field is of a particular importance for the orientation at the apiary.

3. The zigzag-course is oriented positive phototropotactically.

On their circling departure-flight bees pursue a course towards the sun; they are drifted by heavy winds.

Returning they probably approach the home site from the direction of the sun.

Homing experiments support the results concerning the direction of departure- and approach-flight.

III. An attempt is made to describe the process of the orientation during the first orientation flight of honey bees. The results are discussed in respect to the practical consequence for the drifting phenomenon, under the aspect of informative sources on orientation and with regard to the mechanism of directional light orientation.

1) Dissertation des Fachbereichs Biologie der Freien Universität Berlin. Herrn Priv.-Doz. Dr. B. Schricker danke ich für die Anregung zu dieser Untersuchung und für die gute Zusammenarbeit in der Arbeitsgruppe. Herrn Prof. Dr. G. Kümmel danke ich für wertvolle Diskussionen. Ich bedanke mich bei Frau A. Grosskopf für technische Hilfe und außerdem bei allen, die mir geholfen haben.

Inhaltsverzeichnis

Einleitung und Fragestellung 34
Material 35
Teil 1: Soziale Hilfe vor der Durchführung des 1. Orientierungsfluges 36
Methode 36
I. Zur Auslösung des Vorspiels 36
1. Auslösung des Vorspiels durch eine soziale Alarmierung 36
2. Phototaktische Stimmung vor dem 1. Orientierungsflug 39
3. Alter der Bienen bei ihrem 1. Orientierungsflug 40
4. Entwicklung des phototaktischen Verhaltens in den ersten Lebenstagen 41
II. Bekommen die Bienen vor dem 1. Orientierungsflug Information durch Tänze? 44
III. Diskussion 45
Teil 2: Orientierungsleistungen junger Honigbienen auf ihrem 1. Orientierungsflug 47
Methode 47
I. Zum Ablauf des 1. Orientierungsfluges 48
II. Zur Orientierung am Stand an optischen Marken 49
1. Farbtafelversuche 49
2. Räumliche Beschreibung des Vorschwebens 53
III. Zur Bedeutung der Sonne für die Orientierung auf dem 1. Orientierungsflug 54
1. Körperachsenausrichtung und Kursrichtung beim Vorschweben 55
2. Abflugrichtung in offenem Gelände 58
3. Anflugrichtung in offenem Gelände 61
4. Heimkehrvermögen nach dem 1. Orientierungsflug 62
Diskussion 64
Zusammenfassung 66
Literatur 67

Einleitung und Fragestellung

Lange vor Beginn des Lebensabschnittes als Sammelbiene machen junge Honigbienen ihren 1. Ausflug, den sogenannten 1. Orientierungsflug, dem während der Stockphase noch weitere folgen. Diese Orientierungsflüge haben einen charakteristischen Verlauf; sie sind Teil des Verhaltens all jener (ortssteten) Insekten, die ihren Nistplatz zum erstenmal verlassen und zu ihm zurückkehren (Markl und Lindauer 1965).

Das Verhalten der Honigbienen beim 1. Orientierungsflug läßt sich nach von Buttel-Reepen (1900) folgendermaßen beschreiben: Sofort nach dem Abflug wenden sich die Bienen mit dem Kopf zum Stock und schweben vor ihm in dieser Stellung auf und nieder, worauf sie zunächst kleine, dann größere Kreise ziehen und in die Umgebung entschwinden. Lore Becker (1958) beschreibt den 1. Orientierungsflug etwas anders: Eine Biene, die zum erstenmal den Stock verläßt, schwebt, den Kopf dem Stock zu-

UNIV. LEIDEN BIBL.

gewandt, höchstens 2 Sekunden vor dem Flugloch hin und her, dann fliegt sie pfeilschnell, geradlinig davon, kehrt nach 3—7 Minuten zurück und schwebt — noch etwa 2 Minuten lang — in wiegendem Flug vor dem Stock; danach kann sie aus Entfernungen bis zu 700 m zurückfinden. Das „Vorspiel" auf- und abwogender Bienen vor ihrem Stock — mittags bzw. in den frühen Nachmittagsstunden bei schönem Wetter- ist durch die große Zahl der daran beteiligten Bienen eine auffällige Erscheinung und geht mit einer größeren Erregung im Stock einher (Rösch 1925, Schuà 1952, Sakagami 1953, Becker 1958, Hüsing und Stawowy 1959, von Frisch 1965). Gewitterstimmung (Schuà) und experimentelle Änderungen des elektrischen Potentialgefälles (Hüsing und Stawowy) beeinflussen Beginn und Ablauf des Vorspiels.

In der Bezeichnung 1. Orientierungsflug für den 1. Ausflug junger Honigbienen kommt die Funktion zum Ausdruck, die man ihm zuschreibt. Nach von Frisch (1965) dient er ausschließlich dem Kennenlernen der Lage des Heimatstockes und seiner Kennzeichen. Beide Aufgaben werden offenbar erfüllt, denn obwohl die Bienen so weit wegfliegen, daß sie die vom Stock und dem Stand ausgehenden Orientierungsreize nicht mehr erkennen können, finden sie zurück.

Wie sich die Bienen auf ihrem 1. Orientierungsflug jedoch orientieren, was sie dabei lernen und welche Informationsquellen für die Orientierung im Raum nutzbar gemacht werden, ist bisher nicht näher untersucht. Der 1. Orientierungsflug scheint darüber hinaus geeignet, den Anteil angeborener und erlernter Komponenten einer Orientierungshandlung zu erfassen, da es sich beim 1. Orientierungsflug, dem 1. Ausflug überhaupt, mit Sicherheit um eine Erstorientierung handelt. Interessant ist in diesem Zusammenhang auch die Beziehung zwischen den Orientierungsleistungen beim 1. Orientierungsflug und solchen, wie sie von eingeflogenen — also erfahrenen — Sammelbienen erbracht werden.

Durch die Bearbeitung folgender Fragen, geordnet nach zwei Gesichtspunkten, soll versucht werden, Ansätze für die Analyse einer so komplexen Orientierungshandlung zu finden, wie sie der 1. Orientierungsflug offenbar darstellt:

1. Zum Geschehen vor dem 1. Orientierungsflug im Stock:

Bekommen die Bienen im Stock soziale Hilfen, z. B. in Form einer Auslösung des Vorspiels oder durch richtungsweisende Tänze über eine einzuschlagende Abflugrichtung?

2. Zum Orientierungsvorgang außerhalb des Stockes:

Wie sieht der 1. Orientierungsflug aus?
Wie orientieren sich die Bienen am Stand?
Spielt die Sonne eine Rolle bei der Orientierung auf dem 1. Orientierungsflug?

Material

Die Versuche wurden mit der Honigbiene (*Apis mellifica carnica* Pollm.) durchgeführt. Bei jungen Bienen handelte es sich stets um brutschrankgeschlüpfte Tiere. Bei markierten Bienen war deren Alter genau bekannt.

Teil 1
Soziale Hilfe vor der Durchführung des 1. Orientierungsfluges

Methode

Im Mai und Juni 1970 wurden zunächst 3 individuell markierte Bienen in einem Beobachtungsstock (nach von Frisch 1965) an den Tagen vor und nach dem 1. Orientierungsflug von morgens bis zum späten Nachmittag einer Dauerbeobachtung unterzogen.

Zur Kontrolle und Ergänzung der Einzelbeobachtungen wurden vom 10. 9. bis 29. 9. 1970 300 individuell markierte Bienen beobachtet, die zu je 100 am 8. 9., 15. 9. und 23. 9. einem durchnumerierten Volk (Methode nach Lindauer 1952) zugegeben worden waren. Der Beobachtungsstock stand, wie bei allen weiteren Versuchen dieser Art, in einem geschlossenen Raum (Fluglochöffnung: Süd). Die Beobachtungen wurden bei schwachem, indirektem Tageslicht und einer Raumtemperatur von ca. 28 °C durchgeführt. Die Bienen konnten nur auf der rechten Seite des Stockes aus- und einlaufen und an der Ober- und Hinterseite von der einen zur anderen Seite gelangen. Das Protokoll wurde auf Tonband gesprochen.

Zur weiteren Beobachtung der Vorgänge im Stock wurden in 2 Versuchsansätzen im Mai und August 1971 insgesamt 830 individuell markierte Bienen gestaffelten Alters dem Beobachtungsstock zugesetzt. Die Bienen konnten dabei sowohl im Stock als auch am äußeren Flugloch und in der Fluglochnische beobachtet werden.

I. Zur Auslösung des Vorspiels

1. Auslösung des Vorspiels durch eine soziale Alarmierung

a) Vorgänge im Stock vor dem Beginn des Vorspiels

Beobachtet man ein Bienenvolk von morgens bis abends, so fällt auf, daß es nahezu den ganzen Tag über relativ ruhig im Stock zugeht. Im Bereich des Tanzbodens und in Fluglochnähe herrscht zwar starker Betrieb, man hat jedoch nicht den Eindruck, als sei das Volk erregt. Das gilt auch für junge Bienen: sie gehen ruhig ihrer Stockarbeit nach und patroullieren viel umher (vgl. Lindauer 1952). Dieses Bild ändert sich plötzlich, wenn etwa am frühen Nachmittag Bienen in den Stock zurückkehren, in Fluglochnähe eine kleine Runde laufen und darauf den Stock wieder verlassen. Das führt zunächst zu einer gewissen Unruhe in Fluglochnähe. Die Zahl dieser erregt laufenden Bienen nimmt dann zu — im Bereich des Flugloches entsteht allgemeine Erregung (siehe Pfeile in Abb. 1) —, sie laufen nun auch über größere Teile der Wabe und sorgen dort für Unruhe. Das Verhalten dieser E-Bienen — Erregung erzeugende Bienen — läßt sich folgendermaßen charakterisieren: Sie kommen von draußen, laufen erregt und schnell, offenbar kontaktsuchend, über die Wabe, wobei sie sich zwischen den anderen Bienen hindurchwühlen, sie anrempeln und den von Bienen besetzten Bereich gleichsam durchpflügen. Danach verlassen sie wieder den Stock. Sie laufen auch auf die andere Wabenseite und setzen dort ihre Tätigkeit fort. Schließlich haben es diese E-Bienen geschafft, in weiten Teilen des Stockes eine allgemeine Erregung zu induzieren — die Vorspielerregung: Zu diesem Zeitpunkt setzt vor dem Stock das Vorspiel erst richtig ein (siehe Abb. 1 um 14.10 Uhr).

Junge Bienen reagieren auf die zunehmende Erregung unterschiedlich: noch am 4. Lebenstag weichen sie jedem Gedränge, insbesondere dem Tanzbetrieb aus und verhalten sich ruhig; vom 5. Lebenstag an können sie jedoch selbst durch Angerempelt-

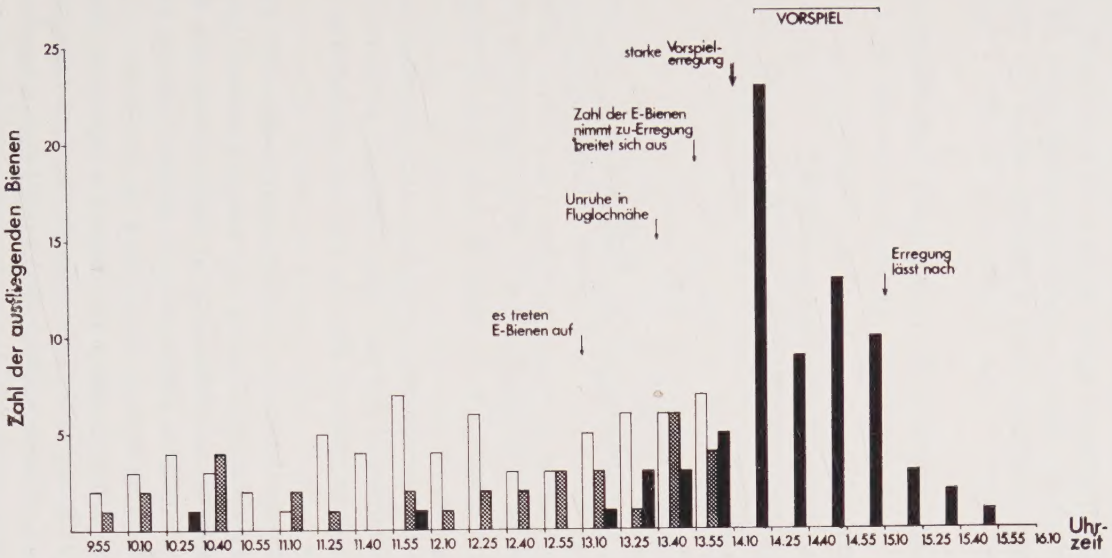


Abb. 1. Soziale Auslösung des Vorspiels.

Beispiel vom 14. 8. 1971: Abszisse: Beobachtungszeitraum in Viertelstundenabschnitten; Ordinate: Zahl der ausfliegenden Bienen von 3 Gruppen zu 100 Bienen; weiße Säulen: Bienen des 16. Lebenstages; punktierte Säulen: Bienen des 13. Lebenstages; schwarze Säulen: Bienen des 8. Lebenstages, die an den Tagen zuvor noch keine Orientierungsflüge gemacht haben. Ab 14.10 Uhr konnte nur eine Gruppe registriert werden. Die Pfeile deuten auf die Entwicklung der Vorspielerregung hin. Einige Bienen des 13. und 16. Lebenstages gehören zu den E-Bienen — Erregung erzeugende Bienen.

werden und fortgesetztes Hin- und Hergeschobenwerden in Erregung versetzt werden. Sie beginnen dann zwar auch erregt über die Wabe zu laufen, vermeiden es aber — im Gegensatz zu den E-Bienen —, andere Bienen anzurempeln. Man hat den Eindruck, als versuchten sie, Zusammenstöße zu vermeiden, ähnlich wie Sammelbienen, wenn sie den Stock verlassen. Die in Erregung versetzten Jungbienen streben der hellsten Stelle des Stockes zu: sie scheinen nun plötzlich positiv phototaktisch gestimmt zu sein.

Erst jetzt, durch die Vorspielerregung in einen Zustand hoher Erregung versetzt, verlassen junge Bienen den Stock zu ihrem 1. Orientierungsflug (siehe Abb. 1 um 14.10 Uhr). Durch das schlagartige Einsetzen dieses Vorganges kommt es zum gleichzeitigen Vorschweben sehr vieler Bienen — eine Erscheinung, die als „Vorspiel" bezeichnet worden ist.

Hinsichtlich der Vorspielerregung werfen die vorliegenden Beobachtungen einige Fragen auf:

Welche Bienen erzeugen die Erregung?

Welche Verhaltensänderungen bewirkt sie bei den jungen Bienen?

Von welchem Lebenstag an reagieren die jungen Bienen auf die Erregung?

Hat sie eine kommunikative Funktion?

b) Welche Bienen erzeugen die Vorspielerregung?

Sowohl die Beobachtungen im durchnumerierten Volk als auch die speziellen Versuche von 1971 zeigen: Junge Bienen, die noch keinen Orientierungsflug gemacht haben, beginnen immer erst dann erregt zu laufen, nachdem von anderen Bienen eine Vorspielerregung erzeugt worden ist — sie machen den 1. Orientierungsflug nicht von sich aus, sondern werden dazu angeregt. Das ist auch dann der Fall, wenn sie schon 8 Tage alt sind (siehe Beispiel in Abb. 1).

Die Vorspielerregung wird durch ältere Stockbienen ab dem 11. Lebenstag induziert; weder jüngere Stockbienen noch Sammelbienen sind daran beteiligt. Bei dem in Abb. 1 dargestellten Beispiel gehörten einige Bienen des 13. und 16. Lebenstages zu den Erregung erzeugenden Bienen.

Die Gruppe der E-Bienen erzeugt durch ihr Alarmierungsverhalten, das sich vom *Rumpellauf* (Schmidt 1964) durch schnelleres Laufen und vom *Schwirrlauf* (Lindauer 1955) durch fehlendes Flügelschwirren unterscheidet, ein Signal (Erregung), das von den jungen Bienen (Empfängergruppe) bei Erreichen einer hohen Erregung mit dem Aufbruch zum 1. Orientierungsflug beantwortet wird (Abb. 1 um 14.10 Uhr).

Der 1. Orientierungsflug wird demnach durch eine soziale Alarmierung ausgelöst. Eine Gruppe, deren Angehörige außer durch ihr Alter zunächst nur dadurch charakterisiert werden können, daß sie den 1. Orientierungsflug hinter sich haben und schon lange vor Beginn des Vorspiels ausfliegen, alarmiert also zu gegebener Zeit die Gruppe unerfahrener junger Bienen.

Das Vorspiel wird demzufolge durch Bienen (E-Bienen) ausgelöst, die erste Orientierungserfahrungen besitzen und zum Zeitpunkt des Alarms auch die günstige Witterung außerhalb des Stockes kennen.

Ähnliche Formen einer sozialen Alarmierung sind bei Bienen durch das Tanzverhalten (von Frisch 1965), den Rumpellauf (Schmidt 1964), das dem Rumpellauf ähnliche Verhalten heimkehrender Sammelbienen von *Trigona irridipennis* Smith (Lindauer 1956) und durch den Schwirrlauf (Lindauer 1955) bei der Schwarmauslösung beschrieben worden. Auch dem Ausflug der Königin zum Hochzeitsflug geht ein Alarmierungsverhalten der Arbeiterinnen voraus (Hammann 1957).

Allen gemeinsam ist wohl, daß einige Informanden durch ein spezifisches Verhalten ein Signal erzeugen (als Signalgeber wirken), auf das bestimmte Empfänger in Abhängigkeit von ihrem physiologischen Zustand mit spezifischen Verhaltensänderungen reagieren.

2. Phototaktische Stimmung vor dem 1. Orientierungsflug

Welche Verhaltensreaktionen löst die Alarmierung aus?

Neben der Induktion einer Erregung, die bei den jungen Bienen zu schnellem Laufen führt, bewirkt die Alarmierung anscheinend auch eine Änderung des phototaktischen Verhaltens. Dies wird durch Beobachtungen bestätigt, wenn bei einem Ein-Waben-Kästchen (EWK) während der Vorspielerregung nur Teile der Wabe dem Licht ausgesetzt sind oder wenn von draußen ins Flugloch hineingeleuchtet wird. Im ersten Fall laufen die alarmierten Bienen stets zu den freien („beleuchteten") Stellen, im zweiten Fall strömen sie dem Flugloch zu, das jetzt deutlich die hellste Stelle ist, und sie verlassen den Stock. Es gelingt auch, erregt laufende Bienen mit der Taschenlampe auf der Wabe zu leiten.

Zu einer genaueren Beobachtung des phototaktischen Verhaltens erregter junger Bienen wurde im Juli 1970 ein EWK mit einem Völkchen, bestehend aus einer Königin und ca. 1200 frischgeschlüpften, gleichaltrigen Bienen, in einem verdunkelten Kellerraum aufgestellt. Das EWK war mit 2 Fluglöchern versehen, in die kurze Glasrohre gesteckt waren. Durch das obere wurde tagsüber mit einer Niedervoltlampe in den Stock hineingeleuchtet, so daß die Bienen in Fluglochnähe bei ca. 5 Lux in diesem Wabenbereich beobachtet werden konnten.

Am 9. Lebenstag herrscht im Völkchen große Erregung: die Bienen strömen in das beleuchtete obere Rohr; das dunkle untere Flugrohr wird gar nicht beachtet. Schaltet man das Licht aus und leuchtet in das untere Rohr hinein, so ziehen sie sich aus dem oberen in den Stock zurück und laufen das helle Flugloch an, worauf die Bienen förmlich aus dem unteren Rohr hervorquellen. Das kann beliebig wiederholt werden, wobei sie sich stets dem beleuchteten Flugloch zuwenden.

Zusammenfassend kann gesagt werden: Junge Bienen verhalten sich dem Licht gegenüber zunächst indifferent (die Bienen des Kellervölkchens reagierten erst am 9. Tag spontan positiv phototaktisch). Vor der Durchführung des 1. Orientierungsfluges werden sie jedoch durch eine soziale Alarmierung in Erregung versetzt, sind dann umgestimmt und verhalten sich positiv phototaktisch. Sie laufen die hellste Stelle des Stockes — das Flugloch — an und gelangen ins Freie.

Ausfliegende Sammelbienen sind nach Jacobs-Jessen (1959) auch stets positiv phototaktisch gestimmt.

3. Alter der Bienen bei ihrem 1. Orientierungsflug

Von welchem Lebenstag an wirkt die Alarmierung?

Die Beobachtungen im Stock zeigen einerseits, daß junge Bienen frühestens am 5. Lebenstag in Erregung versetzt werden können, andererseits bleiben aber auch 6 und 7 Tage alte Bienen ruhig, solange eine Alarmierung ausbleibt. Bei der Frage nach dem Alter, in dem Bienen ihren 1. Orientierungsflug durchführen, muß deshalb berücksichtigt werden, ob den jungen Bienen die auslösenden Reize täglich geboten werden oder ob beispielsweise infolge einer Schlechtwetterperiode erst am 8. Lebenstag die beschriebene Alarmierung einsetzt.

Um festzustellen, in welchem Alter die Bienen ihren 1. Orientierungsflug durchführen, wurden einem Beobachtungsstock (Fluglochöffnung: Süd) im April und Mai 1971 jeweils an mehreren Tagen frischgeschlüpfte, individuell markierte Bienen zugegeben und draußen am Flugloch die Ausflüge registriert. Der Stock war allseits lichtdicht verschlossen, so daß das Flugloch eindeutig die hellste Stelle im Stock sein mußte.

Abb. 2 liefert eine Bestätigung für die Beobachtung im Stock hinsichtlich der Reaktion junger Bienen: unter optimalen Bedingungen — bei täglicher Alarmierung —

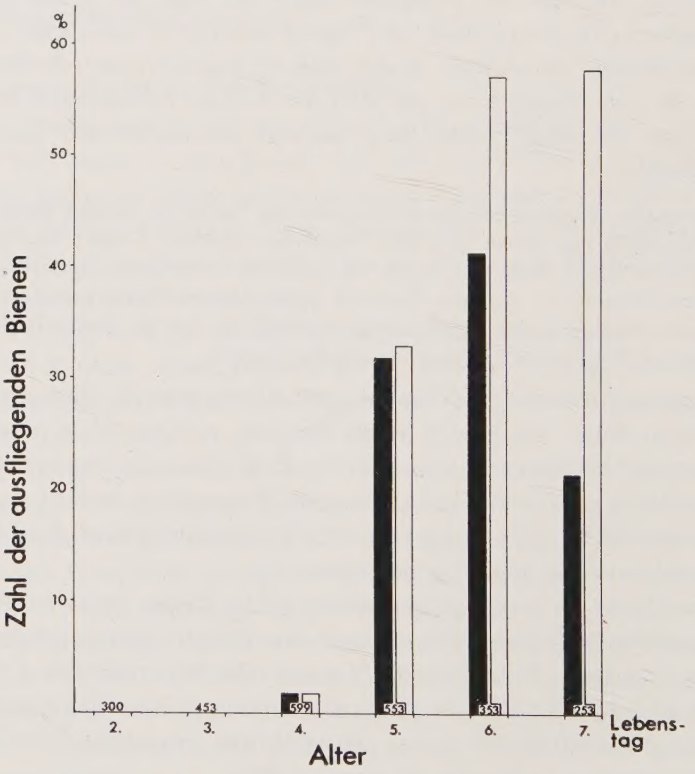


Abb. 2. Das Alter der Bienen bei ihrem 1. Orientierungsflug.
Abszisse: Alter in Lebenstagen; Ordinate: Prozentualer Anteil der Bienen, die ihren 1. Orientierungsflug machen (schwarze Säulen) bzw. sich am Vorspiel beteiligen (weiße Säule); das n ist für jeden Tag am Fuß der Säulen angegeben. An allen Tagen findet ein Vorspiel statt.

führen am 5. Lebenstag über 30% der Bienen ihren 1. Orientierungsflug aus. Selbst bei stärkstem Vorspiel am 4. Lebenstag verläßt fast keine Biene dieses Alters den Stock. Am 6. Lebenstag führen 40% und am 7. Lebenstag 20% ihren 1. Orientierungsflug durch. Am 7. Lebenstag haben damit fast alle Jungbienen ihren 1. Orientierungsflug hinter sich (Abb. 2 schwarze Säulen). Nach der Durchführung des 1. Orientierungsfluges finden an den folgenden Tagen — z. T. noch am selben — weitere Orientierungsflüge statt. Das führt zu einem Anstieg der am Vorspiel beteiligten Bienen auf über 55% am 6. und 7. Lebenstag (Abb. 2 weiße Säulen).

Angaben von Rösch (1925) und Sakagami (1953) über das Alter der Arbeitsbienen bei ihrem 1. Orientierungsflug lassen die Alarmierung außer acht und umfassen demzufolge eine weit größere Altersspanne. Bezüglich des Beginns am 5. Lebenstag deckt sich das Ergebnis jedoch weitgehend mit den Literaturangaben. Auch Rauschmeyers (1928) Ergebnisse über das Verfliegen deuten darauf hin, daß die Bienen am 5. Lebenstag mit ihrem 1. Orientierungsflug beginnen.

4. Entwicklung des phototaktischen Verhaltens in den ersten Lebenstagen

Versuch einer Erklärung für die Alarmierbarkeit ab dem 5. Lebenstag

Der 5. Lebenstag markiert einen Einschnitt im Leben der Honigbienen: von diesem Tage an lassen sie sich zur Durchführung des 1. Orientierungsfluges anregen, dabei wird auch eine phototaktische Umstimmung deutlich. Endogene Vorgänge während der ersten Lebenstage scheinen die Bienen in eine Bereitschaft zu versetzen, auf das auslösende Signal mit charakteristischen Verhaltensänderungen zu reagieren. Läßt sich der abrupt einsetzende Vorgang, der die Jungbienen zum 1. Ausflug veranlaßt, zu einer Änderung ihres phototaktischen Verhaltens in Beziehung setzen?

Vollbehr (1971) führte mit jungen Bienen phototaktische Laufversuche durch, bei denen die Reaktion auf Lichtintensitäten von 0,05, 0,1, 0,2, 0,4, 0,8 Lux in Wahlversuchen geprüft wurde: Bienen, die nach dem Schlüpfen nur kurz (beim Käfigen) einem sehr schwachen Rotlicht ausgesetzt waren, zeigen dabei in Abhängigkeit vom Alter eine unterschiedliche Zahl positiver Reaktionen gegenüber schwachen Lichtintensitäten. Am 1. Lebenstag laufen die Bienen fast nie zum Licht. Am 2. Lebenstag entscheiden sie sich bei der Wahl zwischen einem beleuchteten Rohr und einem unbeleuchteten ab 0,2 Lux signifikant häufiger für das helle Rohr und bei 0,8 Lux zählt man schon 68% positive Reaktionen. Die prozentuale Häufigkeit phototaktischer Läufe am 3. Lebenstag unterscheidet sich nicht von der des 4. Lebenstages. Vom 5. Lebenstag an nimmt die Reaktionshäufigkeit nicht mehr zu. Die gemeinsame Kurve für den 5. und 6. Lebenstag liegt bis 0,4 Lux statistisch über der des 3. und 4. Lebenstages und scheint sich im oberen Bereich einem Sättigungswert zu nähern.

Das phototaktische Verhalten junger Bienen folgt altersabhängigen Niveausprüngen — mit einem Sättigungswert am 5. Lebenstag —, wobei die Funktionen vom 2. Lebenstag an etwa die gleiche Steigung aufweisen.

Diese Versuche, bei denen die Bienen jeweils nur an einem Tag getestet und danach nicht weiter verwendet wurden, seien hier als Testreihe A (A-Bienen) bezeichnet und 2 weiteren Versuchsreihen

gegenübergestellt. Bienen der Testreihe B (B-Bienen) wurden täglich getestet. Nach jedem Versuch wurden sie in den Käfig zurückgegeben und bis zum nächsten Tag ohne Licht gehalten. Vom 5. Lebenstag an zeigten sich im Verlauf der Testserie Ermattungserscheinungen, die meist zum Abbruch des Versuchs nach 0,1 Lux führten. Bienen der Testreihe C (C-Bienen) wurden an den Tagen vor dem Test genauso behandelt wie bei einem normalen Versuch (abfangen, hantieren, zurückgeben), ohne sie jedoch dem Testlicht auszusetzen.

Das Ergebnis für die A-Bienen ist, um einige Versuche ergänzt, zum Vergleich in die Abb. 3 und 4 übernommen.

B-Bienen (Abb. 3) zeigen die gleichen Niveausprünge wie A-Bienen und erreichen ihren Sättigungswert auch am 5. Lebenstag. Dabei sind sie den A-Bienen jedoch

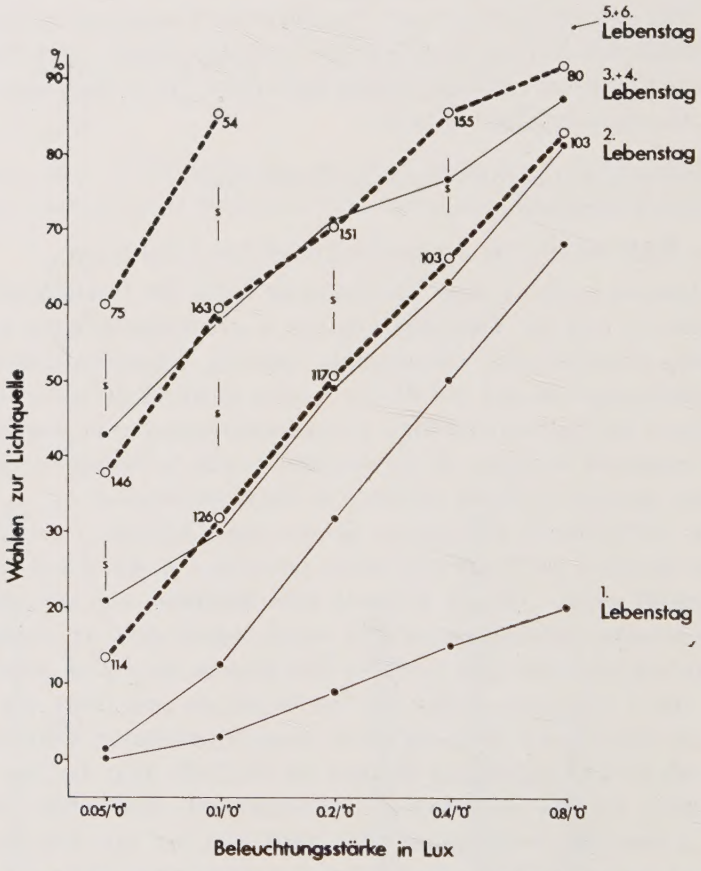


Abb. 3. Phototaktisches Verhalten in Abhängigkeit vom Alter bei B-Bienen im Vergleich zu A-Bienen (durchgezogene Linien).
B-Bienen werden täglich, A-Bienen nur an einem Tag getestet.
Abszisse: Lichtintensität (Lux) in dem beleuchteten gegenüber dem unbeleuchteten Rohr („0") an der Entscheidungsstelle; Ordinate: prozentuale Häufigkeit positiver Reaktionen (bezogen auf die Zahl der möglichen Läufe, die für jeden Wert angegeben ist); s, zwischen den beiden Häufigkeiten signifikanter Unterschied (Irrtumswahrscheinlichkeit 1%); a, Unterschied statistisch auffällig (Irrtumswahrscheinlichkeit 5%) nach Koller (1969); die statistischen Angaben beziehen sich auf die B-Werte.

jeweils um ein Niveau voraus. Sie leisten am 2. Lebenstag schon das, was die A-Bienen erst am 3. und 4. Lebenstag können. Daher zeigen Bienen, die täglich getestet werden, am 5. und 6. Lebenstag bei 0,05 Lux bereits zu 60 % und bei 0,1 Lux zu 85 % positive Reaktionen. Was führt zu dieser Niveauverschiebung gegenüber den A-Bienen? B-Bienen werden täglich in den Versuch genommen. Dabei bekommen sie das Testlicht geboten und werden durch die Behandlung zweifellos in einen erhöhten Aktivitätszustand versetzt. Bewirken beide Faktoren — Testlicht und Aktivität —, am 1. und 2. Tag geboten, den Sprung am 3. Lebenstag auf das Niveau vom 5. Lebenstag der A-Bienen, oder ist nur ein Faktor dafür verantwortlich?

Bei den C-Bienen (Abb. 4) wurden Licht- und Aktivierungseinfluß voneinander getrennt. Es genügt offenbar, den Bienen am 1. und 2. Lebenstag nur die Aktivität zu liefern, um sie am 3. Lebenstag — wie die B-Bienen — auf das Niveau vom 5. Lebenstag der A-Bienen zu heben.

C-Bienen, mit denen am 1. und 2. Lebenstag hantiert wird, zeigen am 3. Lebenstag bei 0,05 Lux 40 % positive Reaktionen. Hantiert man mit den Bienen nur an einem

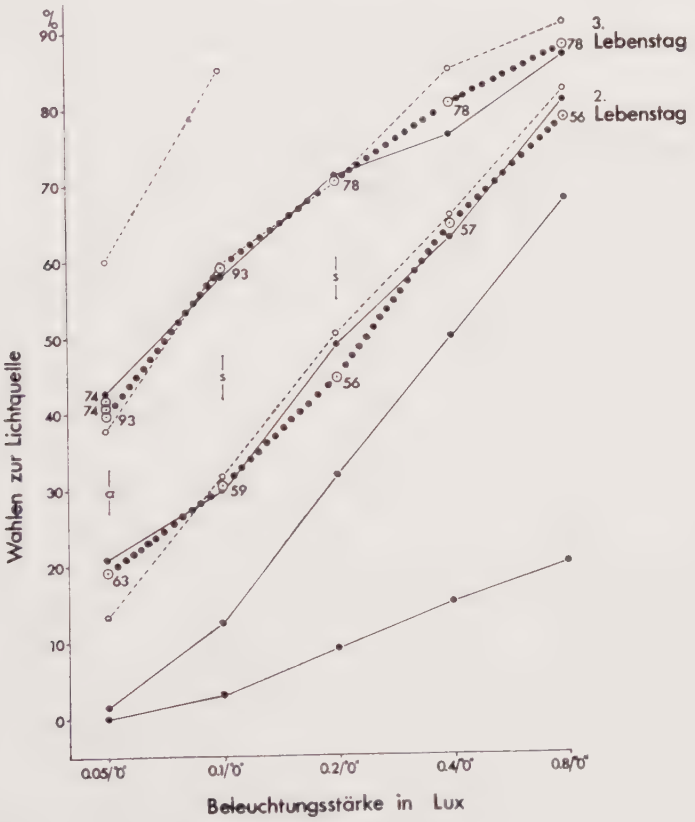


Abb. 4. Phototaktisches Verhalten bei C-Bienen im Vergleich zu A- und B-Bienen.
Mit C-Bienen wird an den Tagen vor dem Test nur hantiert. Die statistischen Angaben beziehen sich auf die C-Werte.

Tag, entweder am 1. oder am 2. Lebenstag und hält die Bienen am jeweils freien Tag ungestört und ohne Licht, so kommen sie am 3. Lebenstag beim 0,05-Lux-Test ebenfalls auf das 40%-Niveau.

Das Hantieren an den ersten beiden Tagen addiert sich in seiner Wirkung offenbar nicht. Es ist sogar gleichgültig, ob die Aktivierung am 1. oder am 2. Lebenstag geboten wird.

Die phototaktischen Laufversuche zeigen, daß sich das Verhalten gegenüber geringen Lichtintensitäten während der ersten Lebenstage charakteristisch ändert und durch induzierte Aktivität beeinflußt wird.

Die Entwicklung des phototaktischen Verhaltens mit einem Grenzwert am 5. Lebenstag sowohl für A- als auch für B-Bienen, die zu über 60% positiver Reaktionen bei 0,05 Lux und 85% bei 0,1 Lux führt, könnte zusammen mit anderen Faktoren die Alarmierbarkeit und damit die Durchführung des 1. Orientierungsfluges ab dem 5. Lebenstag erklären.

Ein Vergleich der Ergebnisse für die B-Bienen mit den Schwellenintensitätsmessungen von Schricker (1965) bei Flugbienen zeigt, daß die jungen Bienen am 5. Lebenstag schon fast so empfindlich auf geringe Lichtintensitäten reagieren wie Sammelbienen. Berthold und Benton (1970a, b) führten phototaktische Laufversuche mit Honigbienen bei Tageslicht durch. Dabei reagierten Königinnen bis zum 2. Lebenstag photonegativ, während der Zeit der Begattungsflüge jedoch positiv und wieder photonegativ, nachdem sie mit der Eiablage begonnen hatten. Bei Arbeitsbienen und Drohnen konnten sie — wohl bedingt durch die hohen Lichtintensitäten — keine Beziehung zwischen dem phototaktischen Verhalten und dem Übergang zur Außenwelt feststellen.

II. Bekommen die Bienen vor dem 1. Orientierungsflug Informationen durch Tänze?

Das von Becker (1958) beschriebene spontane, geradlinige Davonfliegen beim 1. Orientierungsflug, das an das Abfliegen eingeflogener Sammelbienen erinnert, gab Anlaß zu fragen, ob die jungen Bienen vor der Durchführung des 1. Orientierungsfluges Tänze verfolgen und dabei Informationen über eine einzuschlagende Abflugrichtung bekommen.

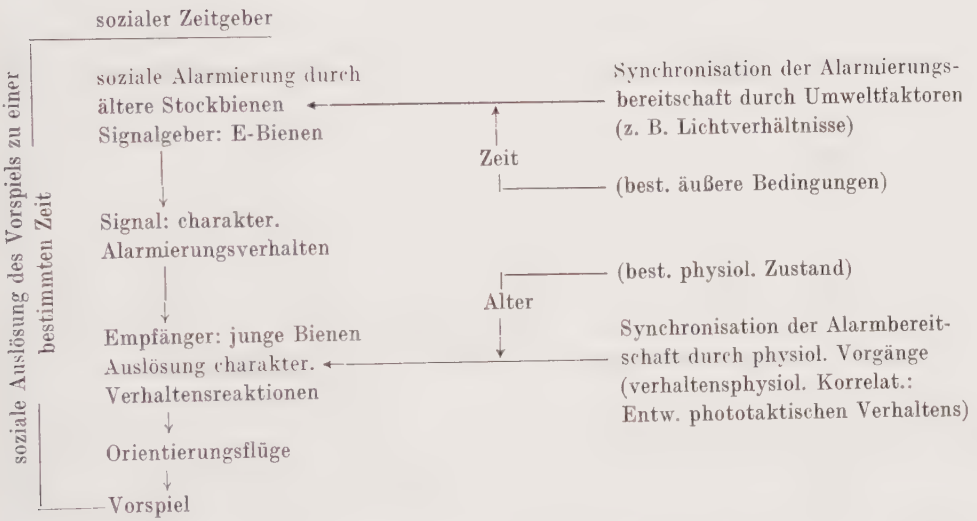
Die Beobachtung junger Bienen in ihrem Verhalten zu tanzenden Sammelbienen führt jedoch zu einem negativen Ergebnis, auch wenn die Zahl der Tänzerinnen durch dressierte Sammelscharen (Juni/September 1970 Futterplätze in 100 und 200 m Entfernung nordwestlicher Richtung) erhöht ist: Vor dem 1. Orientierungsflug verfolgen junge Bienen keine Tänze — sie verlassen den Stock ohne Tanzinformationen. Auch Lindauer (1952) und Mautz (1971) weisen darauf hin, daß junge Bienen sowohl den Tanzboden als auch jeglichen Kontakt mit Tänzerinnen meiden.

Dagegen konnten bei Jungbienen folgende soziale Kontakte beobachtet werden, die aber in dem Rahmen dieser Fragestellung offenbar keine kommunikative Funktion haben: gegenseitiger Futteraustausch; der Putztanz (von Frisch 1965), er wird schon vom 3. Lebenstag an ausgeführt und von jungen Bienen auch „richtig" beantwortet. Gelegentlich bettelten erregt laufende Jungbienen andere Bienen an, was an das Auftanken hinauslaufender Sammelbienen erinnert.

III. Diskussion

Bedenkt man, daß die in I. 1. beschriebene soziale Alarmierung zum schlagartigen Einsetzen des Vorspiels führt, an dem weit über tausend junger Bienen (vgl. I. 3.) beteiligt sein können, so kann man ihr wohl die Qualität eines sozialen Zeitgebers – in dem von MEDUGORAC und LINDAUER (1967) gebrauchten Sinn — zuschreiben. Damit liegt die kommunikative Funktion der Alarmierung darin, den jungen Bienen für den Aufbruch zu Durchführung des 1. Orientierungsfluges ein Zeitsignal zu setzen.

Der hier vorliegende soziale Zeitgeber kann im folgenden Zusammenhang gesehen werden:



Charakteristisch für einen sozialen Zeitgeber ist wohl, daß auf eine soziale Alarmierung zu einer bestimmten Zeit eine Massenreaktion einer spezifischen Empfängergruppe erfolgt. So fliegt eine zeitdressierte Sammelschar der Honigbienen vollständig zum Futterplatz (MEDUGORAC und LINDAUER 1967); beim Bienenschwarm verlassen auf die Alarmierung der Schwirrläuferinnen hin, zwei Drittel der Bienen den Stock, aus der Schwarmtraube fliegen alle auf (LINDAUER 1955; MARTIN 1963); Millionen von Individuen brechen gleichzeitig aus einem Termitenbau oder dem unterirdischen Nest der Blattschneiderameisen zum Hochzeitsflug auf (AUTUORI 1956); beim Hochzeitsschwarm der Roßameise verlassen die weiblichen Geschlechtstiere wie auf „Kommando" das Nest, nachdem die Männchen das stimulierende Sekret der Mandibeldrüse abgegeben haben (HÖLLDOBLER und MASCHWITZ 1965).

Neben der von MEDUGORAC und LINDAUER geforderten Synchronisation der Alarmbereitschaft des Signalgebers — in diesem Zusammenhang vielleicht besser *Alarmierungsbereitschaft*: Bereitschaft, aktiv zu alarmieren — muß deshalb auch eine *Alarmbereitschaft* der Empfängergruppe — Bereitschaft, auf eine Alarmierung spezifisch zu reagieren — gefordert werden.

Die Angaben von Rösch (1925), Sakagami (1953), Becker (1958), Hüsing und Stawowy (1959) und von Frisch (1965) über die äußeren Bedingungen zur Zeit des Vorspiels lassen sich als schönes, warmes, sonniges Wetter zusammenfassen. So vermutet Schuh (1952) einen Zusammenhang zwischen Vorspielzeit und Sonnenaufgang und auch Hölldobler und Maschwitz (1965) nehmen an, daß das Licht einen steuernden Einfluß auf die Tagesperiodik der Schwarmzeiten hat.

Bei der Auslösung des Vorspiels sprechen darüber hinaus Beobachtungen und Vorversuche dafür, daß die Lichtverhältnisse vor dem Stock – u. U. im Zusammenhang mit der Temperatur – einen Einfluß auf das Einsetzen der sozialen Alarmierung haben. Besondere Bedeutung kommt dabei auch der Ausrichtung des Stockes und dem Vorhandensein einer Lichtquelle (Sonne) zu (siehe Teil 2).

Die Alarmierungsbereitschaft der Gruppe, die das Zeitsignal gibt, würde damit durch Umweltfaktoren synchronisiert, die von den E-Bienen draußen erfaßt werden, bevor sie im Stock alarmieren. Die Zeitinformation stünde damit nicht für eine bestimmte Uhrzeit, sondern für eine bestimmte Konstellation äußerer auslösender Faktoren.

Die Synchronisation der Alarmbereitschaft der Empfängergruppe erfolgt offenbar durch physiologische Vorgänge während der ersten Lebenstage. Sie führen zu einer Alarmierbarkeit ab dem 5. Lebenstag. Das Alter steht damit für einen bestimmten physiologischen Zustand, in dem ein spezifisches Verhalten ausgelöst werden kann.

Markl und Lindauer (1965) nennen die Bereitschaft, in spezifischer Weise zu reagieren, Motivation bzw. Drive. Die physiologischen Voraussetzungen, die diese Begriffe umfassen, aktivieren das Tier und setzen die Schwellenwerte jener Systeme herab, die die afferente Kontrolle über die Auslösung des besonderen Verhaltens haben. Die Entwicklung des phototaktischen Verhaltens bei der Honigbiene kann als ein verhaltensphysiologisches Korrelat für endogene Vorgänge angesehen werden, die die Motivation beeinflussen. Auch Brandt (1937), Beetsma, de Ruiter, de Wilde (1962) zeigen, daß sich Orientierungsreaktionen bzw. Intensitätspräferenzen (Thomsen und Thomsen 1937) in Abhängigkeit vom Alter ändern können.

Bei Raupen von *Smerinthus ocellata* L. entscheidet z. B. das Konzentrationsverhältnis der Häutungshormone „Neotenin" und Ecdyson über die Tendenz der phototaktischen Reaktion. Durch „Neotenin"gaben können ältere Raupen, die normalerweise photonegativ reagieren, veranlaßt werden, zum Licht hinzulaufen. Ecdysongaben haben die entgegengesetzte Wirkung (Beetsma, de Ruiter, de Wilde 1962).

Ob bei den Honigbienen eine Beziehung zwischen der Änderung des phototaktischen Verhaltens während der ersten Lebenstage und der Tätigkeit der neurosekretorischen Zellen, die nach Biedermann (1964) am 5. Lebenstag mit einer Phase stärkerer Aktivität beginnen bzw. der Größenzunahme der *Corpora allata* besteht, die nach van Laere (1972) am 4. Lebenstag ein Maximum erreicht, müßte näher untersucht werden.

De Wilde (1954) konnte z. B. zeigen, daß Kartoffelkäfer häufiger positiv phototaktisch reagieren, wenn die Corpora allata aktiv sind als wenn sie inaktiv bzw. exstirpiert waren.

Die Möglichkeit, das phototaktische Verhalten der Bienen durch induzierte Aktivität zu beeinflussen – vergleichbar einer täglichen Vorspielerregung – deutet auf die

Beteiligung humoraler bzw. neuronaler Faktoren hin. Vorgänge im Bereich der Rezeptoren (Komplexaugen, Ocellen) und des Gehirns in den ersten Lebenstagen könnten sich natürlich auch auf das phototaktische Verhalten auswirken.

Teil 2

Orientierungsleistungen junger Honigbienen auf ihrem 1. Orientierungsflug

Methode

Dem Experimentieren mit jungen Bienen sind bei einem normalen Volk mit Wächtern und an- und abfliegenden Sammelbienen enge Grenzen gesetzt. Neben der Beobachtung von ersten Orientierungsflügen junger Bienen aus einem großen Beobachtungsstock und normalen Standbeuten wurde deshalb hauptsächlich folgende Methode angewendet:

In einem Ein-Waben-Kästchen (EWK) mit fertig gebauter Wabe wird ein Volk gebildet, bestehend aus einer Königin und ca. 1200 jungen Bienen (vor ihrem 1. Orientierungsflug), und in einem Schutzhäuschen untergebracht. Das Völkchen wird mit Zuckerwasser und gemahlenem Pollen versorgt. Vor dem Flugloch läßt sich ein kleiner „Fluglochapparat" mit Klapptür und Anflugbrettchen befestigen, der es ermöglicht, Bienen einzeln herauszulassen (Abb. 5). Heimkehrende Bienen können nicht in den Stock gelangen, sie werden abgefangen. So ist gewährleistet, daß jede Biene, die den Stock verläßt und abfliegt, ihren 1. Orientierungsflug durchführt. Die Volksstärke und das Alter der Bienen werden durch Zusetzen von im Brutschrank geschlüpften Bienen reguliert. Diese Methode — sie sei kurz mit „Jungvolk" bezeichnet — liefert 1. Orientierungsflüge, die sich von denen aus einem normalen Standvolk nicht unterscheiden (s. unten). Weitere Vorteile liegen darin, daß man ungestört und unbeeinflußt durch sterzelnde Bienen mit Einzeltieren arbeiten kann, unabhängig von Vorspielzeiten, über mehrere Stunden Orientierungsflüge bekommt und den Ort bestimmen kann, an dem sie durchgeführt werden sollen.

Beim Jungvolk kann es nicht zu der in Teil I, 1. beschriebenen Form der sozialen Alarmierung kommen. Doch auch bei dieser Methode wird im Völkchen eine Erregung erzeugt, und zwar von den jungen Bienen selbst, die — zunächst vereinzelt – offenbar auf Explorationsgängen vor das Flugloch gelangen, dann hinauszukommen versuchen und schließlich erregt zurück in den Stock laufen.

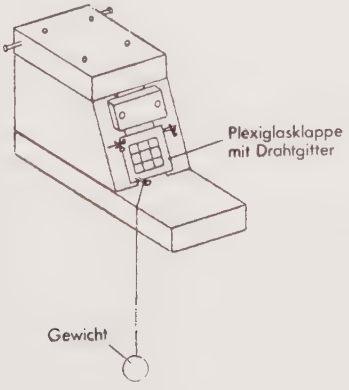


Abb. 5. Fluglochapparat aus Rähmchenholz.

I. Zum Ablauf des 1. Orientierungsfluges

Der 1. Orientierungsflug wird von Buttel-Reepen (1900) und Becker (1958) unterschiedlich beschrieben (s. Einleitung). Einer Analyse der Orientierungsleistungen soll eine möglichst vollständige Beschreibung des Verhaltens beim 1. Orientierungsflug vorausgehen.

Die Beobachtung mehrerer hundert 1. Orientierungsflüge in offenem Gelände, wie auch im Institutsgarten, führte zu folgendem Bild des beobachtbaren Flugabschnittes:

Nach dem Verlassen des Stockes wenden sich die Bienen bereits auf dem Anflugbrettchen oder sofort nach Abheben dem Flugloch zu und schweben, den Kopf der Stockfront zugewandt, etwa in Fluglochhöhe 7—10 Sekunden vor. Dieser Vorschwebphase schließt sich ein Abschnitt an, in dem die Bienen Kreise fliegen. Dabei wechseln Rechts- und Linkswendungen fast regelmäßig; das führt besonders in Standnähe zu Achtenfiguren. Zunächst kreisen die Bienen vor bzw. über dem Stand, bis sie sich unter immer größer werdenden Kreisen zunehmend entfernen und deutlich in einer Richtung Raum gewinnen. Unter günstigen Bedingungen kann man sie über eine halbe Minute lang bis zu einer Entfernung von ca. 100 Metern mit den Augen verfolgen. Nach etwa 4 Minuten kehren sie fast ausnahmslos zurück und schweben erneut vor ihrem Heimatstock vor.

Im Ablauf des 1. Orientierungsfluges zeigen sich keine Unterschiede zwischen Bienen aus einem großen Standvolk und dem Jungvolk. Das gilt auch für Sammelbienen,

Tabelle 1. Die zeitliche Beschreibung des 1. Orientierungsfluges
FLÖ: Fluglochöffnung; n: Zahl der Flüge; m: Mittelwert; s: Standardabweichung

	a Dauer des Vorschwebens in Sekunden				b Beobachtungsdauer in Sekunden				c Dauer des Orientierungsfluges in Minuten			
	FLÖ	n	m	s	FLÖ	n	m	s	FLÖ	n	m	s
Orientierungsflug versetzter Sammelbienen in offenem Gelände	S	38	3,40	1,08	S	23	24,35	6,87				
1. Orientierungsflug aus Standvolk in offenem Gelände	S	33	7,34	2,10	S	16	35,68	6,16				
1. Orientierungsflug aus Jungvolk in offenem Gelände	S N	307	6,89	2,43	S	82	38,32	10,96	WNW			
1. Orientierungsflug aus Jungvolk im Institutsgarten	W N	695	10,02	3,39					W N	1022	4,12	1,96

die sich nach einer Versetzung in unbekanntes Gelände neu einfliegen und sich den Standort des Stockes im Gelände einprägen müssen.

Dehnt man den Vergleich auf die Zeitdauer der Phasen aus, so zeigt sich weiterhin, daß die Methode mit dem Jungvolk zu normalen Orientierungsflügen führt und deshalb in den weiteren Untersuchungen angewendet werden kann.

Die Ergebnisse der Messungen, die alle mit Stoppuhren durchgeführt wurden, sind in Tabelle 1 zusammengestellt.

Die Vorschwebdauer (a) erstreckt sich vom Abheben bis zum Beginn des ersten Orientierungskreises. Sie dauert im Institutsgarten statistisch länger als in offenem Gelände (t-Test, Irrtumswahrscheinlichkeit 1%). Im Institutsgarten ist das optische Feld reicher strukturiert; außerdem haben die Bienen beim Vorschweben keine Sicht zur Sonne. Die Beobachtungsdauer (b) gibt an, wie lange der Beobachter die Bienen nach dem Abheben verfolgen konnte. Diese Größe ist aufgeführt, um den Abschnitt, in dem die Bienen Kreise fliegen, als einen nicht zu übersehenden Teil des 1. Orientierungsfluges zu charakterisieren. Als Dauer der Orientierungsflüge (c) wird die Zeit vom Abheben bis zur Heimkehr gestoppt.

Die vorliegenden Ergebnisse zum Ablauf des 1. Orientierungsfluges und der Zeitdauer der Phasen (Tabelle 1a–c) entsprechen im wesentlichen der Beschreibung, die v. Buttel-Reepen (1900) liefert und sind nur hinsichtlich der Dauer des Fluges und dem Verhalten beim Vorschweben mit den Befunden von Becker (1958) in Einklang zu bringen.

Man kann oft beobachten, daß die Bienen zu Beginn des Fluges abkoten: der 1. Orientierungsflug ist sicherlich gleichzeitig ein „Reinigungsflug".

Aus dem Ablauf des 1. Orientierungsfluges, der Beobachtungsdauer und der Dauer des Fluges läßt sich die Flugweite in etwa eingrenzen. Je nachdem, ob sich der nicht zu beobachtende Teil des Fluges in Form von Kreisen wie beim Abflug oder — das andere Extrem — als geradliniger Flug vollzieht, ergibt sich eine Entfernung von 400 bzw. 750 Meter.

II. Zur Orientierung am Stand an optischen Marken

Nach der Heimkehr von ihrem 1. Orientierungsflug, dem 1. Ausflug überhaupt, fliegen die Bienen ihren Heimatstock an. Sie sind offenbar gut orientiert, d. h. sie müssen sich den Ort ihres Stockes im Raum durch nur einen Lernakt beim Abflug eingeprägt haben. Welche Bedeutung optischen Marken bei diesem Vorgang zukommt, soll durch Farbtafelexperimente untersucht werden.

1. Farbtafelversuche

Zunächst wurde an der Westseite des Bienenhauses experimentiert (Abb. 7, Versuche 1, 2 und 8, 9). Das Jungvolk stand im Haus. Beim Vorschweben hatten die Bienen keine Sicht zur Sonne. Die Versuchsanordnung entsprach, abgesehen von der geographischen Ausrichtung, der in Abb. 6. Die Bienenhauswand bildete jedoch keinen einheitlichen Hintergrund, so daß eine weiterführende Analyse (Abb. 7, Versuche 3—7 und 10, 11) an einer größeren, nicht auffällig strukturierten Standattrappe notwendig erschien (Abb. 6).

Führt eine Biene bei der Farbtafelkombination RGB — der Stock befindet sich hinter der gelben Tafel — ihren 1. Orientierungsflug durch, so beginnt sie nach ihrer Rückkehr sogleich, vor der gelben Tafel vorzuschweben: sie hat richtig gewählt und gelangt so in ihren Heimatstock. Auf Grund dieses Verhaltens wird als Wahlentscheidung der Biene bei allen Versuchen der Ort am Stand bezeichnet, vor dem sie nach ihrer Ankunft zum ersten Mal vorschwebt. Bei der Durchführung der Versuche wurde jeweils nur eine Biene herausgelassen. Der Beobachter trat danach zurück, um das Vorschweben nicht zu stören. Während der Abwesenheit der Biene konnte die Anordnung der Farbtafeln verändert werden. Bei der Ankunft der Biene wurde beobachtet, ob sie sich für einen bestimmten Ort am Stand entschied oder desorientiert umhersuchte. Eine geruchliche Markierung des Stockeinganges durch sterzelnde Bienen war durch das Abfangen heimgekehrter Bienen ausgeschaltet. Die Versuche wurden bei Windstille durchgeführt.

Die Wiederholung der klassischen Stockfrontfarbenversuche mit eingeflogenen Sammelbienen (von Frisch 1914), dieses Mal allerdings mit Bienen während ihres 1. Orientierungsfluges, führt zu demselben Ergebnis (Abb. 7 Vers. 1, 2): Bei Verschie-

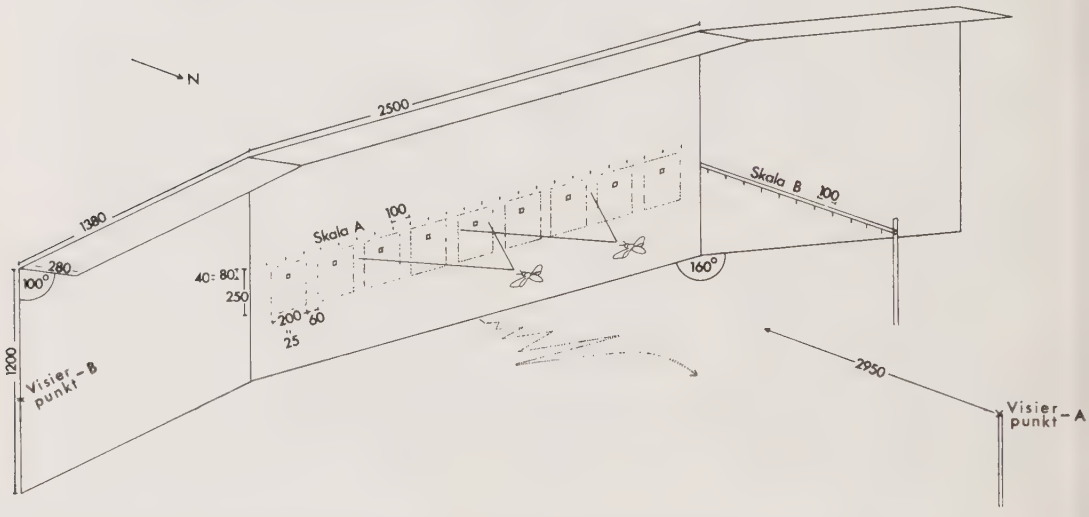
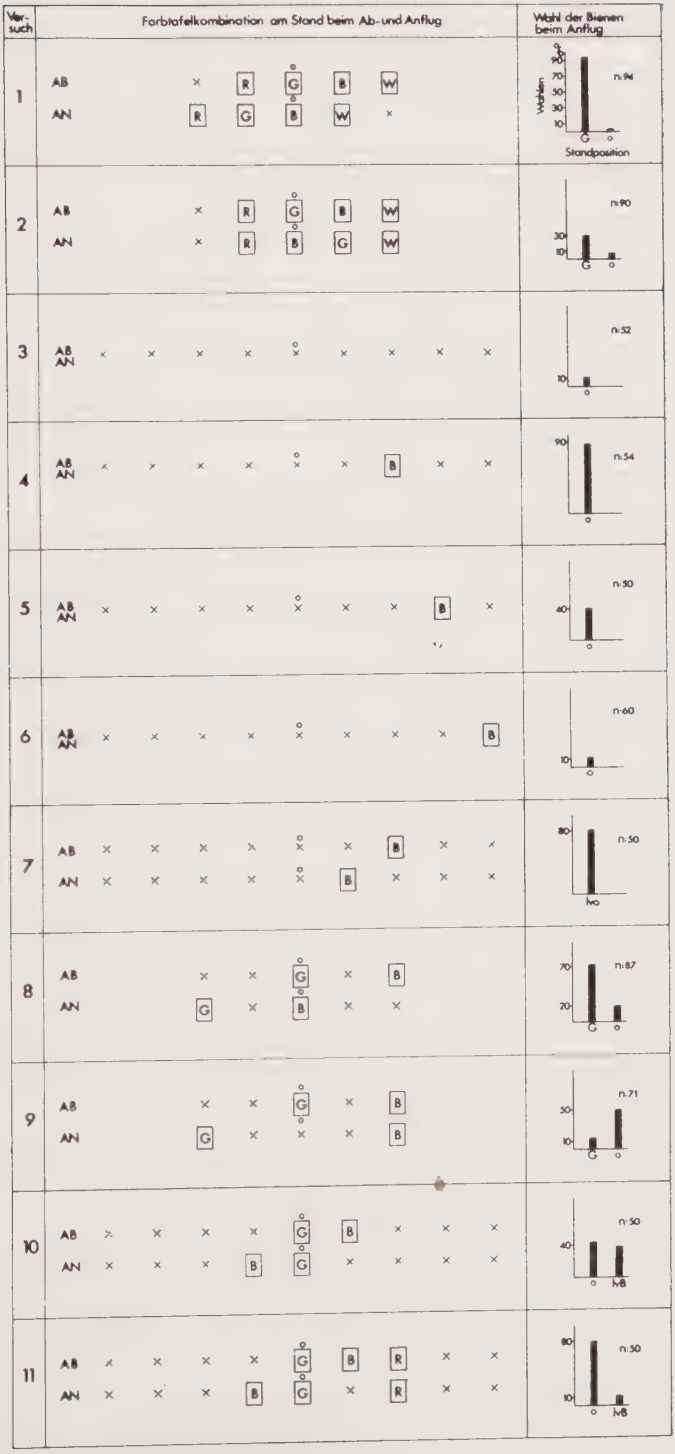


Abb. 6. Künstl icher Bienenstand aus Hartfaserplatten mit 9 Positionen.
Das Jungvolk steht in der Mitte hinter der Wand (Fluglochöffnung: Nord). Fluglochattrappen an den anderen Positionen sorgen für ein einheitliches Aussehen aller „Fluglöcher" des Standes. Die Positionen können optisch durch Farbtafeln aus Karton markiert werden. Visierpunkt A mit Skala A zur Messung der seitlichen Ausschläge vom Flugloch beim Vorschweben. Visierpunkt B mit Skala B zur Messung der Entfernung vom Stand beim Vorschweben. Die Maße sind in Millimetern angegeben.

Abb. 7. Die Bedeutung optischer Marken für die Orientierung am Stand.
AB: Farbtafelkombination beim Abflug; AN: Farbtafelkombination beim Anflug; B: durch eine blaue Farbtafel markierte Standposition (R: rot, G: gelb, W: weiß); o: die Position des Flugloches am Stand; x: außer durch die Fluglochattrappe optisch nicht markierte Standposition.
Wahl der rückkehrenden Bienen am Beispiel von Versuch 1: von 94 Bienen wählen 94,5 % die Position am Stand, die durch die versetzte gelbe Farbtafel markiert ist; 3,3 % wählen die Position des Flugloches, die beim Anflug durch die blaue Tafel markiert ist. lvo: eine Position links vom Flugloch (von der vorschwebenden Biene aus gesehen); lvB: eine Position links von der blauen Tafel.


Ver-such
Farbtafelkombination am Stand beim Ab- und Anflug
Wahl der Bienen beim Anflug
AB
AN
R
G
B
W
Wahlen
Standposition
n=94
n=90
n=52
n=54
n=50
n=60
n=50
n=87
n=71
n=50
n=50
M
M

bung der Farbtafelkombination um eine Position, also bei Veränderung der absoluten Lage der Tafeln unter Beibehaltung der relativen Lagebeziehung, fliegen die Bienen sehr sicher „ihre" Stockfrontfarbe an (Vers. 1); bei Veränderung der absoluten und der relativen Lage sind sie z. T. desorientiert und wählen die Farbe schlecht (Vers. 2). Die Bienen berücksichtigen offenbar nicht nur die Farbe, sondern auch die nähere Umgebung des Stockes. Es erhebt sich die Frage, welche optischen Marken der Standfront von den Bienen als Orientierungsreize ausgewählt und für die Bestimmung der Lage des Heimatstockes verwertet werden.

Befinden sich außer dem Flugloch und den Fluglochattrappen keine auffälligen Marken am Stand, so sind die Bienen desorientiert und nur wenige fliegen ihren Stock an (Vers. 3).

Vorversuche zeigen, daß die Bienen sehr sicher ihr Flugloch anfliegen, wenn nur dieses oder die Nachbarposition markiert sind. Wird eine Farbtafel an der Fluglochposition während der Abwesenheit der Bienen um eine Position verschoben, so fliegen sie sicher die Farbtafel an.

Die Versuche 4 –6 zeigen nun, in welcher Entfernung vom Flugloch optische Bezugsmarken noch für das Wiederfinden des Stockes bedeutsam sind. Eine Farbtafel im Abstand von 2 Positionen bewirkt eine sichere Wahl des Heimatstockes (Vers. 4). Im Abstand von 3 Positionen ist die Wirkung schon erheblich geringer (Vers. 5). Hängt die Tafel 4 Positionen entfernt, spielt sie offenbar gar keine Rolle mehr (Vers. 6). Das Ergebnis entspricht dem in Versuch 3, als keine Bezugsmarke geboten war.

Ist die Farbtafel im Abstand von 2 Positionen bei der Ankunft um eine Position nach links verschoben, so schweben die Bienen eine Position links vom tatsächlichen Flugloch vor (Vers. 7). Wird zusätzlich noch das Flugloch markiert, so gelingt eine starke Verleitung der Bienen um 2 Positionen (Vers. 8). Das trifft jedoch nicht zu, wenn die Bezugsmarke an ihrem Ort bleibt (Vers. 9).

In Versuch 10 wird die Nachbarfarbe während der Abwesenheit auf die andere Seite der gelben Stockfrontmarkierung gehängt. Bei ihrer Ankunft schweben edi Bienen zu etwa gleichen Teilen vor ihrem Stock und — lagerichtig — links von der blauen Bezugsmarke vor. Dieser Einfluß der Nachbartafel wird nahezu aufgehoben, wenn bei dem gleichen Experiment in 2 Positionen Entfernung eine Bezugsmarke geboten wird (Vers. 11). Bei den Bienen, die in Versuch 11 links von der versetzten blauen Marke vorschwebten, konnte beobachtet werden, daß sie zunächst — lagerichtig bezüglich der Marke im Abstand von 2 Positionen — auf die gelbe Tafel zusteuerten, dann jedoch plötzlich den Kurs änderten und links von der Bezugsmarke im Abstand von einer Position vorschwebten.

Die Versuche 8, 9 und 10, 11 erwecken den Anschein, als ob die Bienen beim Vorschweben eine Sequenz von Informationen lernen, die dann beim Anflug rückwärts „abgerufen" wird. Besondere Bedeutung kommt dabei offenbar einer optischen Bezugsmarke im Abstand von 2 Positionen zu.

Die vorliegenden Experimente mit jungen Bienen bei ihrem 1. Orientierungsflug führen zu folgendem Schluß: der bienensubjektive Ort des Flugloches im Raum ist

bestimmt durch die optische Markierung des Stockes und/oder seine relative Lagebeziehung zu optischen Bezugsreizen bis zu einer bestimmten Entfernung vom Flugloch.

Der Stockduft und der Duft sterzelnder Bienen am Flugloch sind beim Vorhandensein optischer Bezugsreize von sekundärer Bedeutung. Das gilt auch für eingeflogene Bienen, die in den Nachbarstock einziehen, wenn er nur die Stockfarbe hat, auf die sich die Bienen selbst dressiert haben (von Frisch 1914). Fehlen dagegen optische Markierungen der Stöcke, so kommt es offenbar vor, daß Bienen aus einem schwachen Volk nach ihrem 1. Orientierungsflug beim Nachbarn einziehen, wenn dort gerade starkes Vorspiel herrscht (von Buttel-Reepen 1900).

2. Räumliche Beschreibung des Vorschwebens

Beobachtungen und Vorversuche bestätigen die Annahme von von Frisch (1965), daß die Bienen optische Marken am Stand während des Vorschwebens — aus der Anflugperspektive — lernen. Auch bei Futterplatzdressuren konnte Opfinger (1931) nachweisen, daß Merkmale der Futterquelle beim Anflug erlernt werden.

Durch die räumliche Beschreibung des Vorschwebens soll versucht werden, mögliche Beziehungen zu den Ergebnissen der Farbtafelversuche aufzuzeigen.

Zur räumlichen Beschreibung des Vorschwebens wurden von 2 Beobachtern jeweils in den Wendepunkten der Bienen einmal der Abstand von der Wand und ferner der nach rechts und links vom Flugloch an den Skalen A und B (s. Abb. 6) abgelesen. Die Auswertung erfolgte graphisch. Bei diesen Messungen – sie wurden im Anschluß an die Farbtafelversuche durchgeführt — befanden sich die Fluglochattrappen, jedoch nicht die Tafeln an der Wand. Bei den Messungen wurden nur Bienen berücksichtigt, die ungestört vorschweben konnten. Die Methode war zwar grob, reichte jedoch aus, das Vorschweben über weite Strecken zu erfassen und vor allem die räumlichen Grenzpunkte vor dem Beginn des 1. Kreises zu beschreiben.

Bei den vorliegenden Messungen schwebten die Bienen bis zum Beginn des 1. Kreises neunmal hin und her (Abb. 8, n = 41). Nur die letzten 6 Vorschwebbahnen konnten

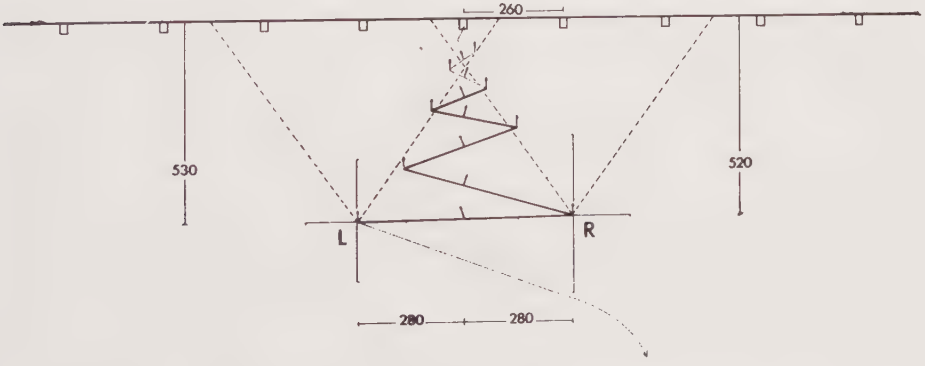


Abb. 8. Räumliche Beschreibung des Vorschwebens.
Alle Positionen an der Standfront haben durch Fluglochattrappen gleichartiges Aussehen. Die Pfeile auf der Vorschwebbahn deuten die Ausrichtung der Körperlängsachse an. Für die beiden letzten Umkehrpunkte der Bahn (R und L) sind die Standardabweichung und ein binokulares Sehfeld von 70° eingezeichnet. Die Maße sind in Millimetern angegeben.

mit der angewendeten Methode genau beschrieben werden, die ersten 3 wurden auf Grund der Messung vom Standort A (s. Abb. 6) eingezeichnet. Beim Vorschweben beschreiben die Bienen — den Kopf der Stockfront zugewandt — eine symmetrische Zick-Zack-Flugbahn; dabei nimmt der Abstand vom Stand wie auch nach rechts und links vom Flugloch kontinuierlich zu. Die Bienen pendeln um eine Senkrechte auf dem Flugloch (Fluglochöffnung: Nord), wobei geringe Drehungen um die Körperhochachse zu beobachten sind. In den Endpunkten der Pendelausschläge steht die Körperlängsachse etwa senkrecht auf der Stockfront. Die Punkte L und R stellen die Grenzpunkte dar, von denen aus der Stand in der charakteristischen Vorschwebhaltung betrachtet werden kann. Die Bienen befinden sich in ihnen ca. 52 cm vom Stand entfernt und ca. 28 cm rechts bzw. links vom Lot auf dem Flugloch, so daß sie den Bereich vom Flugloch bis zur 2. Position jeweils unter einem Winkel von etwa 70° sehen.

Läßt sich eine Beziehung zwischen der Flugbahn des Vorschwebens und der Entfernung vom Flugloch herstellen, in der optische Marken für die Orientierung wirksam sind?

Das binokulare Sehfeld der Arbeitsbiene umfaßt für die nach vorn gerichteten Augenpartien nach Demoll und Scheuring (1912) einen Winkel von 70°. Baumgärtner (1928) gibt einen Winkel von 28° an und stützt sich auf histologische Schnitte. Leider stimmen jedoch die Schnittebene und die Messungsebene, in der die o. g. Autoren das Sehfeld mit Hilfe des Augenspiegelverfahrens (Auftreten der Pseudopupille) vermessen haben, nicht überein. Faßt man den von Demoll und Scheuring ermittelten Winkel als größten Wert für das nach vorn gerichtete binokulare Sehfeld auf und trägt ihn in den Umkehrpunkten der Vorschwebbahn auf, so liegt der Fluglochbereich stets auf einer Seite an der Peripherie des binokularen Sehbereichs (Abb. 8). Es hat den Anschein, als schwebten die Bienen — in Abhängigkeit vom Abstand — jeweils so weit nach rechts (links), daß sie den Bereich des Flugloches gerade noch auf der linken (rechten) Seite des Sehfeldes binokular sehen können. In den Endpunkten der letzten Vorschwebbahn umfaßt der binokular gesehene Teil des Standes gerade den Bereich von der Fluglochtafel bis zur Marke im Abstand von 2 Positionen (Abb. 6 und 8).

Kommt dem binokularen Sehbereich bei der Orientierung der Bienen am Stand eine besondere Bedeutung zu, so lassen sich damit die Ergebnisse der Verhaltensversuche erklären: (Versuche 4—6 hinsichtlich der Entfernung, in der optische Marken noch wirksam sind; Versuche 7—11 in bezug auf die besondere Bedeutung einer Bezugsmarke im Abstand von 2 Positionen).

Dieser Deutungsversuch kann überprüft werden durch genaue Messung der Körperachsenausrichtungen während des Vorschwebens und gezielte Verhaltungsexperimente mit überlackierten Augenpartien.

III. Zur Bedeutung der Sonne für die Orientierung auf dem 1. Orientierungsflug

Das Bezugssystem „Sonne" ist für die Orientierung der Honigbiene von grundlegender Bedeutung (Zusammenfassung der Ergebnisse, die ausschließlich an Sammel-

bienen gewonnen wurden, bei v. Frisch 1965). Es stellt sich die Frage, ob die Sonne auch schon beim 1. Ausflug junger Bienen zur Orientierung herangezogen wird.

1. Körperachsenausrichtung und Kursrichtung beim Vorschweben

Den Anlaß, die Ausrichtung der Körperlängsachse und der Flugbahn beim Vorschweben in Abhängigkeit vom Sonnenazimut zu untersuchen, gab eine Beobachtung anläßlich der Phototaxisversuche (s. Teil 1: I., 2.): nach Beendigung der Versuche im verdunkelten Raum wurde ein Fenster geöffnet, damit die Bienen ins Freie fliegen konnten. Dabei fiel auf, daß die Bienen nach dem Verlassen des Flugloches kurz, den Kopf dem Stock zugewandt, die Körperlängsachse senkrecht zur Stockfront ausgerichtet, vorschwebten, dann jedoch plötzlich um 90° drehten und rückwärts, mit dem Abdomen voran, dem Fenster zu vorschwebten.

a) Freilandbeobachtungen

Beobachtungen des Vorspiels sowohl bei normalen Standvölkern als auch Experimente mit einem Jungvolk führten zu folgenden Ergebnissen:

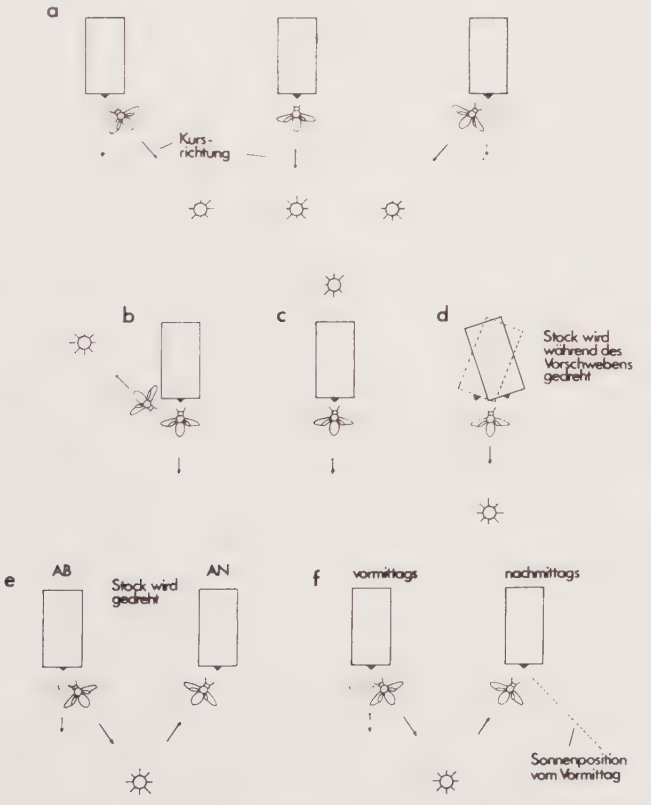


Abb. 9. Körperachsenausrichtung und Kursrichtung beim Vorschweben im Freiland.

Haben die Bienen beim Verlassen des Stockes Sicht zur Sonne (Abb. 9a), so schweben sie phototaktisch nach der Sonne ausgerichtet, und zwar der Stockfront zugewandt, der Sonne abgewandt, vor. Sie fliegen auf einer zick-zack-förmigen Bahn (vgl. Abb. 8) rückwärts in Richtung Sonnenazimut, so daß Körperachsenausrichtung und Kursrichtung beim Vorschweben einen Winkel von 180° bilden. Nach der Rückkehr richten sie sich in derselben Weise aus: die Kursrichtung weist dann zum Flugloch. Es hat den Anschein, als ginge dem Vorschweben mit phototaktischer Ausrichtung eine sehr kurze Phase voraus, in der die Körperlängsachse senkrecht zur Stockfront eingestellt ist.

Bekommen die Bienen erst im Verlaufe des Vorschwebens Sicht zur Sonne, schließt sich an eine länger dauernde 1. Phase, in der sie senkrecht zur Stockfront vorschweben eine 2. an, in der sie dann in Richtung Sonnenazimut das Vorschweben fortsetzen (Abb. 9b).

Haven sie beim Vorschweben keine Sicht zur Sonne, so bleiben sie senkrecht zur Stockfront eingestellt (Abb. 9a, vgl. Abb. 8).

Während des Vorschwebens — bei Sicht zur Sonne — kann der Stock ruhig gedreht werden: die phototaktische Ausrichtung der Bienen wird dennoch beibehalten (Abb. 9d). Das gilt auch für das Vorschweben beim Abflug und bei der Ankunft, wenn der Stock in der Zwischenzeit gedreht wird (Abb. 9e).

Der in Abb. 9f dargestellte Versuch zeigt, daß die Bienen das Vorschweben streng phototaktisch in bezug auf den aktuellen Sonnenazimut ausrichten. Käfigt man nämlich die Bienen am Vormittag nach ihrem Orientierungsflug und läßt sie am Nachmittag wieder frei, so richten sie sich nach der Heimkehr beim Vorschweben nicht in der Kompaßrichtung der Sonne vom Vormittag aus, sondern wieder nach dem Azimut der Sonne zur Zeit des Vorschwebens.

b) Laborversuche

Es stellen sich nun die Fragen, ob das phototaktische Verhalten beim Vorschweben der Tropotaxis oder der Telotaxis (Kühn 1919; Fraenkel und Gunn 1961) zugerechnet werden muß und ob es sich um eine positive oder negative Phototaxis handelt?

Für einen Zweilichterversuch wird das Jungvolk in einem verdunkelten Raum in der Grundanordnung so aufgestellt, daß die Bienen beim Verlassen des Stockes rechts und links an der Wand eine Lampe mit Milchglaskuppel (30 cm ⌀) sehen können (Azimutwinkel bezogen auf das Lot auf der Stockfront: je 51,25°; Höhe über dem Flugloch: je 40,2°; Entfernung vom Flugloch: je 2 m). Bei einer 60-W-Glühlampe werden am Flugloch 39 Lux gemessen; 80 Lux bei einer 100-W-und 125 Lux bei einer 150-W-Lampe. Die Bienen werden einzeln zu ihrem 1. Orientierungsflug herausgelassen. Der Beobachter registriert die Ausrichtung der Körperlängsachse und die Flugbahn beim Vorschweben: die beobachteten Reaktionstypen sind in Abb. 10a zusammengestellt.

Der in Abb. 10b dargestellte Zweilichterversuch mit 2 100-W-Lampen (der Winkel zwischen dem Lot auf der Stockfront und der Resultierenden beträgt 30°) erbringt den Nachweis, daß die phototaktische Komponente des Vorschwebens im Sinne einer operationalen Kennzeichnung nach Fraenkel und Gunn (1961) eine Phototropotaxis ist: bei 93% der Bienen weisen sowohl die Körperlängsachse als auch der Kurs beim Vorschweben in Richtung der Resultierenden. Frühestens nach etwa 60 cm entlang der Resultierenden, meist jedoch erst, wenn sie sich direkt zwischen den Lampen befinden,

wählen sie zu etwa gleichen Teilen die eine oder die andere. 4% schweben vom Flugloch aus direkt zu einer Lampe – eine Reaktion, die man als Telotaxis beschreiben kann —, 2,5% halten eine Bahn senkrecht zur Stockfront. Auf dem letzten Teil der Flugbahn konnten bei 32% der Bienen Kreise beobachtet werden (vgl. Abb. 10a).

Die beim Vorschweben im Freiland aufgefallene Einstellung senkrecht zur Stockfront vor der Bewegung in Richtung Sonne konnte bestätigt werden. Bei 28% ging der phototropotaktischen Ausrichtung eine kurze Einstellung senkrecht zur Stockfront voraus, in der sich die Bienen jedoch nur wenige Zentimeter vom Stock entfernen.

Weist das Lot auf der Stockfront in Richtung der Resultierenden wie in Abb. 10c, so ist die Tendenz „senkrecht zur Stockfront" nicht zu beobachten. Sie wird überlagert von der phototropotaktischen Reaktion. Bei diesem Versuch flogen 45% nach der Entscheidung für eine Lampe einen oder mehrere Kreise. Auch wenn eine Lampe viel heller ist als die andere (60 W: 100 bzw. 150 W), verhalten sich die Bienen phototropotaktisch (Abb. 10d). Bei der Entscheidung für eine der beiden Lampen wird dann jedoch die hellere bevorzugt (29% mit Kreisen).

Der Versuch mit einer Lichtquelle (Abb. 10e) entspricht den Bedingungen im Freiland bei Sicht zur Sonne (vgl. Abb. 9a). Bei 27% tritt die Tendenz „senkrecht zur Stockfront" auf, bevor sich die Bienen nach dem Licht ausrichten und einen Kurs auf die Lampe zusteuern. Einige Bienen (7%) richten ihre Körperlängsachse zwar nach dem Licht aus, fliegen beim Vorschweben jedoch zunächst nicht rückwärts. Dabei entfernen sie sich vom Stock, bevor sie dann das Vorschweben in Richtung Lampe fortsetzen.

Abb. 10f zeigt, daß die Bienen auf Änderungen der Lichtverhältnisse während des Vorschwebens reagieren. In einem Zweilichterversuch wird eine Lampe ausgeschaltet, nachdem sich die Bienen entlang der Resultierenden etwa 30 cm vom Flugloch entfernt haben. 81% richten Körperlängsachse und Kursrichtung sofort nach der verbleibenden Lichtquelle aus, wohingegen bei 19% die im vorigen Experiment beschriebene Erscheinung auftritt.

Schaltet man in einem Zweilichterversuch nach dem Vorschweben entlang der Resultierenden und der sicheren Wahl einer Lampe die Lichtquelle aus, auf die sich die Bienen — rückwärts fliegend – zubewegen (Abb. 10g), so ändern sie die Kursrichtung und steuern die andere Lampe an. Die meisten Bienen (83%) fliegen nach dem Ausschalten in einem Bogen bzw. einer mehr oder weniger geraden Bahn auf die vor ihnen liegende Lichtquelle zu, bevor sie sich erneut in der charakteristischen Vorschwebhaltung (rückwärts fliegend) bewegen.

Der Gegenversuch (Abb. 10h), bei dem die Lampe ausgeschaltet wird, die die Bienen nach der Entscheidung für eine der beiden Lichtquellen vor sich haben, löst keine Reaktion aus: die Bienen ändern weder Körperachsenausrichtung noch Kursrichtung.

Die vorliegenden Ergebnisse legen den Schluß nahe, daß im zeitlichen Ablauf des Vorschwebens offenbar zunächst eine Tendenz wirksam wird, die Körperlängsachse senkrecht zur Stockfront einzustellen, d. h. den Start- und bei der Rückkehr den Zielbereich des Orientierungsfluges für kurze Zeit direkt von vorn zu fixieren, bevor das Vorschweben durch die Sonne bzw. eine helle Lichtquelle im Sinne einer Phototropotaxis ausgerichtet wird.

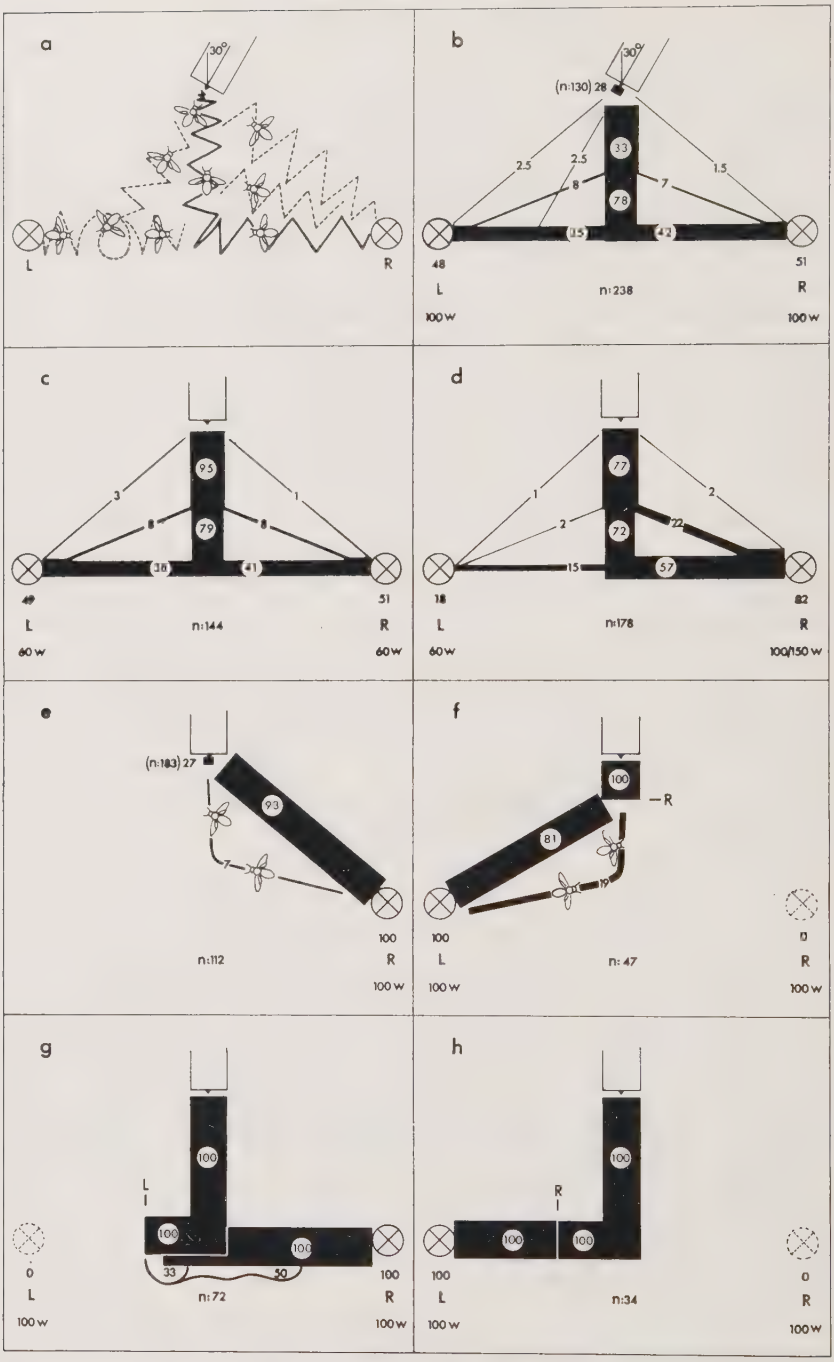


Abb. 10. Körperachsenausrichtung und Kursrichtung beim Vorschweben unter Laborbedingungen. a) Vorschwebbahnen und jeweilige Körperachsenausrichtung in Zweilichterversuchen; L: linke Lampe, R: rechte Lampe; b—h, die abgerundeten Zahlen geben an, wieviele Bienen (in %) die eingezeichneten Kursrichtungen eingeschlagen haben bzw. die Lampen angeflogen sind: die Strichdicke ist Ausdruck der Wahlhäufigkeit; die Stärke der Glühlampen ist für jeden Versuch angegeben; f—h, — R: an dieser Stelle der Vorschwebbahn wird die rechte Lampe ausgeschaltet.

Durch die Reizstärkenunabhängigkeit der phototaktischen Reaktion (Abb. 10d) könnte sie nach JANDER (1963) als Metaphototropotaxis bezeichnet werden, die sich hier unter natürlichen Bedingungen nachweisen läßt (vgl. BOCH 1957).

Ausgehend davon, daß ein zweifellos angeborenes Bewegungsmuster, das aus einem zick-zack-förmigen Rückwärtsflug besteht, sekundär auf eine Lichtquelle ausgerichtet wird und das Tier zu ihr hinführt, darf man das phototaktische Verhalten der Bienen beim Vorschweben wohl als positive Phototropotaxis deuten. Die positiv phototaktisch gestimmten Bienen fliegen rückwärts auf die Lichtquelle zu und fixieren sie mit den in Kursrichtung liegenden hinteren Augenpartien (Abb. 10g, h), ebenso wie eine positiv gestimmte Biene, die vorwärts auf eine Lichtquelle zuläuft, sie mit den in Kursrichtung liegenden vorderen Augenpartien fixiert. Das phototaktische Verhalten bei der Rückkehr könnte dann als negative Phototropotaxis bezeichnet werden.

Auch das Vorschweben entlang dem Lot auf der Stockfront (vgl. Abb. 8; 9b, c) kann wohl als phototropotaktisches Verhalten gedeutet werden, und zwar in bezug auf eine gleichmäßige Lichtverteilung vor dem Stock. Ist diese nämlich nicht gleich wie z. B. bei Völkern mit der Fluglochöffnung nach Nord, denen durch Bäume nur freier Blick auf einen Himmelsausschnitt im Nordwesten möglich ist, so kann man ein Vorschweben in diese Richtung beobachten. Beim Vorspiel, das ja durch die Vielzahl gleichzeitig vorschwebender Bienen zustande kommt, ist dann auch das Zentrum der „Bienenwolke" deutlich in nordwestlicher Richtung verschoben.

Im Gegensatz zum Verhalten beim Vorschweben reagieren entflügelte Honigbienen bei phototaktischen Laufversuchen im Zweilichterversuch vornehmlich telotaktisch sie laufen also eine Lichtquelle direkt an oder schlagen einen Zick-Zack-Kurs ein. Nur gelegentlich laufen sie vor der Entscheidung für eine der beiden Lampen ein kurzes Stück auf dem Balanceweg (MÜLLER 1931; URBAN 1932; JANDER 1963).

2. Abflugrichtung in offenem Gelände

Nachdem festgestellt worden ist, daß der Sonnenazimut einen Einfluß auf die Richtung des Vorschwebens hat, stellt sich die Frage, ob der Sonnenazimut auch die Abflug*richtung* beeinflußt.

Zur Beantwortung dieser Frage wurden ein Jungvolk und zur Kontrolle ein Standvolk an der Nordseite eines Sportfeldes mit der Fluglochöffnung nach Süd aufgestellt und die Abflugrichtung beim 1. Orientierungsflug gemessen. Mit einem Zielgerät nach MEDER (1958) konnte der Winkel zwischen dem Sonnenazimut und dem Punkt am Horizont abgelesen werden, auf den die Bienen zuflogen. Die Messungen wurden jeweils über mehrere Stunden, also bei wechselndem Sonnenazimut, und Windstille durchgeführt, da die Bienen deutlich vom Wind verdriftet werden.

Aus Abb. 11 geht hervor, daß die Bienen bei Fluglochöffnung nach Süd auf ihrem 1. Orientierungsflug bevorzugt in Richtung Sonne davonfliegen, also auch hinsichtlich der Abflugrichtung eindeutig positiv phototaktisch reagieren.

Den qualitativen Nachweis, daß die Bienen auch dann in Richtung Sonne davonfliegen, wenn die Sonne beim 1. Orientierungsflug hinter dem Stock steht, lieferte ein weiteres Experiment (vgl. III., 3.). Das Jungvolk steht auf einem Feld mit der Fluglochöffnung nach WNW, 20 m von einem Wald entfernt. Dabei konnte beobachtet

werden, daß die Bienen auch vormittags, als sich die Sonne hinter dem Stand befand, über den Wald in Richtung Sonne davonflogen oder hoch an seinem Rand entlang ihr entgegen.

Der beobachtbare Teil des 1. Orientierungsfluges vollzieht sich in einer Art Luftkorridor, dessen Mittellinie durch die Verbindung Flugloch—Sonnenazimut gebildet wird. Während der Kreise werden zwischen den Rechts- und Linkswendungen Strecken in Richtung Stock durchflogen, die etwa parallel der Linie Flugloch—Sonnenazimut liegen. Dadurch enthält auch die Phase des Kreisens — wie das Vorschweben — Komponenten sowohl des Abfluges als auch des Anfluges.

Die große Bedeutung einer Lichtquelle für die Orientierung auf dem 1. Orientierungsflug wird durch folgende Beobachtung gestützt: bei völlig bedecktem Himmel fliegen die Bienen entweder gar nicht erst ab, oder aber sie schweben vor, setzen sich darauf jedoch ab; kommt die Sonne dann durch, fliegen sie ab und führen ihren 1. Orientierungsflug durch. Ist die Sonne bedeckt, aber eine andere sehr helle Stelle am Himmel (z. B. blauer Himmel), so wird diese oft angeflogen. Der Bezugslichtquelle kommt offenbar neben einer richtenden auch eine auslösende Funktion zu.

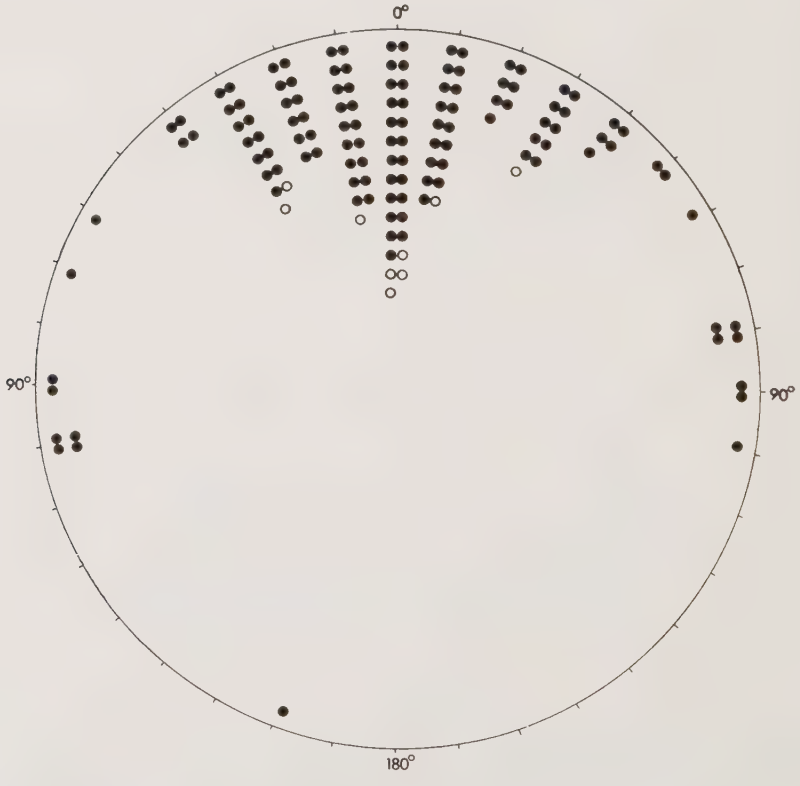


Abb. 11. Abflugrichtung im offenen Gelände.
Die Abflugwinkel sind in 10°-Klassen eingeteilt und beziehen sich auf den jeweiligen Sonnenazimut zur Zeit der Beobachtung (0°). Fluglochöffnung: Süd. ●: ein 1. Orientierungsflug aus dem Jungvolk; ○: ein 1. Orientierungsflug junger Bienen aus einem versetzten Standvolk.

3. Anflugrichtung in offenem Gelände

Besteht der 1. Orientierungsflug junger Bienen aus einem Flug in Richtung Sonne und einem Rückflug etwa auf demselben Weg — die Sonne hinter sich — zum Heimatstock?

Es ist nicht möglich, den Anflug über weitere Strecken direkt mit den Augen zu verfolgen. Man sieht die Bienen erst, wenn sie vor dem Stand erscheinen.

Durch folgendes Experiment soll versucht werden, zumindest indirekt zu ermitteln, aus welcher Richtung die Bienen — von ihrem 1. Orientierungsflug heimkommend — den Stock anfliegen.

20 m von einem Wald entfernt — er bietet einen einheitlichen Hintergrund — werden auf einem abgeernteten Getreidefeld 10 blaue Tafeln in Reihe aufgestellt. Das getarnte Schutzhäuschen mit dem Jungvolk steht hinter der 5. Tafel von links mit der Fluglochöffnung nach WNW (Abb. 12). Bei Windstille werden die Bienen einzeln zu ihrem 1. Orientierungsflug herausgelassen. Die Sonne steht 135—45 ° links vom Lot auf der Stockfront. Bei der Rückkehr der Bienen registriert der Beobachter, vor welcher Tafel sie zum ersten Mal zu sehen sind, spontan vorschweben bzw. suchen. Kontrollbeobachtungen zeigen, daß die Bienen auch unter diesen Bedingungen ihren Orientierungsflug in Richtung Sonne durchführen (s. oben).

Das Ergebnis dieses Versuches ist in Abb. 12 dargestellt. Es läßt den Schluß zu, daß die Bienen etwa aus Richtung Sonne kommend den Stock anfliegen. Von 62 Bienen wird etwa die Hälfte auf der vom Heimatstock aus der Sonne zugewandten Seite der

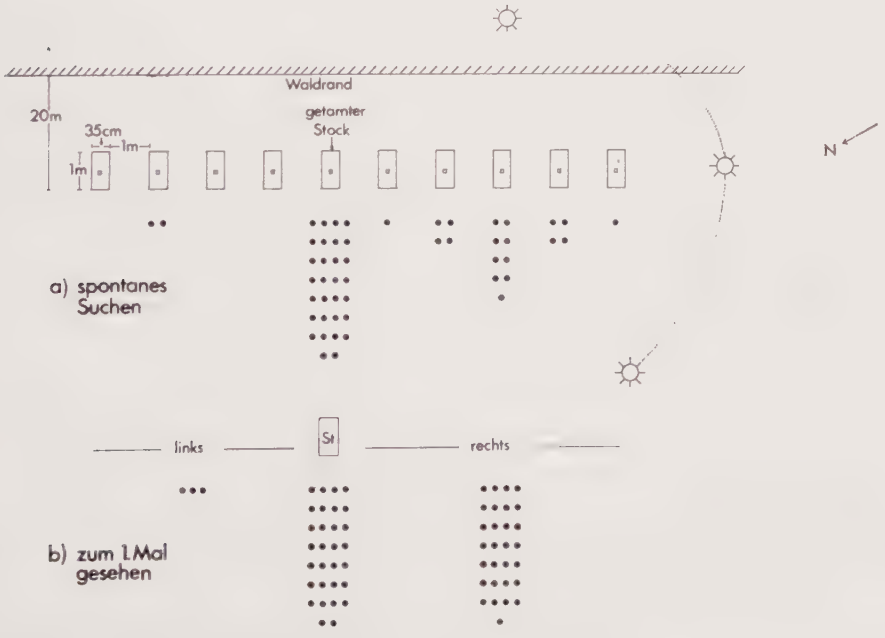


Abb. 12. Anflugrichtung in offenem Gelände.
Fluglochöffnung: WNW. An den blauen Farbtafeln sind in Fluglochhöhe Fluglochattrappen angebracht. •: ein Anflug.

Reihe zum ersten Mal gesehen, dagegen nur 3 auf der anderen (Abb. 12b). Betrachtet man, vor welchen Tafeln die Bienen spontan vorschweben bzw. suchen, so zeigt sich ebenfalls eine deutliche Bevorzugung der vom Stock in Richtung Sonne gelegenen Tafeln (Abb. 12a).

Befänden sich hinter allen Farbtafeln Bienenvölker, so darf man wohl annehmen, daß die Bienen in die Stöcke einziehen, vor denen sie spontan suchen: es käme zu einem Verfliegen vom Heimatstock aus, bevorzugt in südlicher Richtung. Der Schluß über das Verfliegen junger Bienen bei ihrem 1. Orientierungsflug unter den Bedingungen dieses Versuches zeigt eine Möglichkeit auf für die Deutung der von Jay (1966, 1968) vorgelegten Befunde über das Verfliegen bei in Reihe aufgestellten Bienenvölkern (s. u.).

4. Heimkehrvermögen nach dem 1. Orientierungsflug

a) Heimkehrversuche zum Heimatstock

Zur Überprüfung der Aussagen: Bienen fliegen bei ihrem 1. Orientierungsflug in Richtung Sonnenazimut davon, Wind verdriftet sie, und Bienen fliegen bei der Heimkehr von ihrem 1. Orientierungsflug etwa aus der Abflugrichtung den Stand an, wurden Heimkehrversuche durchgeführt.

In einem ebenen, landwirtschaftlich genutzten Gebiet mit langgestreckten Feldern, nur durch Wege und Wälle unterbrochen, wurde ein Jungvolk mit der Fluglochöffnung nach Süden aufgestellt. Jeweils eine kleine Gruppe von Bienen konnte ihren Orientierungsflug machen. Nach der Heimkehr wurden sie abgefangen, 4—6 markiert und in einen Abfangkäfig gesperrt. In einem Kasten — ohne Sicht nach außen — wurden sie dann an den Auflaßort in 250 m Entfernung vom Stock transportiert. Nach dem Freilassen der Bienen lief der Beobachter zum Stock zurück und registrierte die heimkehrenden Bienen.

Die Ergebnisse dieser Heimkehrversuche sind in Abb. 13 dargestellt. Sie stützen die Aussagen über die Ab- und Anflugrichtung: bei Sonne und Windstille vom Stock aus „in Richtung Sonne" aufgelassene Bienen kehren sehr gut heim, in entgegengesetzter Richtung aufgelassene, sehr schlecht. Die schnellste Biene kam nach 1:05 min. am Stock an. Bei einem SO-Wind von ca. 4—5 m/s vom Stock aus in nordwestlicher Richtung aufgelassene Bienen kehren viel besser heim als in entgegengesetzter Richtung aufgelassene, obwohl erstere vom Auflaßort gegen einen sehr starken Wind anfliegen müssen.

b) Heimkehrversuche zum „versetzten Stock"

Kehren die „in Richtung Sonne" aufgelassenen Bienen deshalb so gut heim, weil sie das Auflaßgelände auf ihrem Orientierungsflug kennengelernt haben, oder fliegen die Bienen vom Auflaßort nur „negativ phototaktisch" von der Sonne weg, um zu ihrem Stock zu gelangen?

In Heimkehrversuchen bei Windstille wurden Bienen nach dem 1. Orientierungsflug (Gelände und Methode s. oben) vom Stock aus in Richtung „von der Sonne weg" in 250 m Entfernung aufgelassen. 230 m entfernt in derselben Richtung stand eine Stockattrappe gleichen Aussehens, an der die Ankunft von Bienen registriert werden sollte.

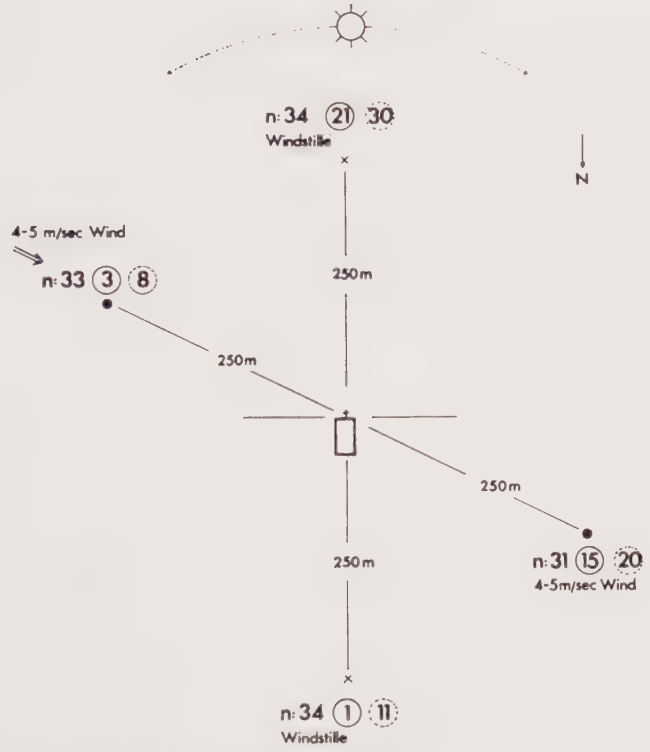


Abb. 13. Heimkehrvermögen nach dem 1. Orientierungsflug.
×: Auflaßorte bei Sonne und Windstille; •: Auflaßorte bei Sonne und starkem Wind um SO. n: 34 [21] 30 (von 34 Bienen kehrten 30 zum Stock zurück, davon 21 innerhalb von 5 Minuten).

Von 32 Bienen (bei 6 Auflaßversuchen) flogen 11 zum Heimatstock (s. o.), aber keine zur Stockattrappe. Bei einem weiteren Versuch dieser Art mit 100 m Abstand zwischen Auflaßort und Stockattrappe kam dort ebenfalls keine Biene an.

Von 25 Bienen, die ihren 1. Orientierungsflug im Institutsgarten gemacht hatten, flog auf einem 4 km entfernt gelegenen Sportfeld keine Biene die Stockattrappe an, von der sie „in Richtung Sonne" nur 30 bzw. 50 m entfernt aufgelassen wurden.

Die Heimkehrversuche lassen vermuten, daß sich die Bienen beim Heimflug vom Auflaßort an Landmarken orientieren, die sie auf ihrem 1. Orientierungsflug gelernt haben (vgl. Orientierung am Stand an optischen Marken). Diese Annahme erklärt sowohl die guten Heimkehrergebnisse aus den postulierten Abflugrichtungen als auch die Heimkehr einiger Bienen von den anderen Auflaßorten, nachdem sie vermutlich bei Suchflügen in bekanntes Gelände gelangt sind. Gegen eine Orientierung ausschließlich nach der Sonne unter den vorliegenden Versuchsbedingungen sprechen die Ergebnisse der Heimkehrversuche zum „versetzten Stock" und die Tatsache, daß überhaupt einige Bienen zu ihrem Stock zurückgefunden haben, die in Richtung „von der Sonne weg" aufgelassen wurden. Versuche in völlig markenarmem Gelände mit anderen Entfernungen und künstlichen optischen Leitlinien stehen noch aus.

Diskussion

Wie bei allen Insekten ist auch bei der Honigbiene das gesamte Verhalten primär durch angeborene Handlungsprogramme gesteuert, die sekundär durch Lern- und Gedächtnisvorgänge überlagert werden können. So verläuft auch der 1. Orientierungsflug bei der Honigbiene streng nach einem angeborenen Grundmuster: Als charakteristische Phasen des beobachtbaren Teils des Fluges treten das Vorschweben und das Kreisen beim Abflug und das Vorschweben beim Anflug hervor. Ähnlich sehen die Orientierungsflüge auch bei anderen sozialen bzw. ortssteten Hymenopteren aus: *Philanthus* (Tinbergen 1932; Tinbergen und van der Linde 1938; Tinbergen und Kruyt 1938), *Polistes* (Freisling 1943), *Vespa germanica* (Freisling 1939) und *Ammophila* (Baerends 1941).

Alle Tiere begannen ihren ersten Ausflug ins Freie, der sie aus der Sichtweite des Fluglochs fortführte, ohne jede Kenntnis des Geländes und des Himmels. Ihre gelungene Wiederkehr von diesem Flug beweist, wie schnell sie sich eine ausreichende Orientierung erworben haben.

Der 1. Orientierungsflug ist eine komplexe Orientierungshandlung: einer Erstorientierung im Raum ohne Gedächtnisinhalte hinsichtlich Beziehungen zu Orientierungsreizen, die die Umgebung liefert, muß unmittelbar eine Wiederorientierung auf dem Rückflug folgen.

Nach der phototaktischen Umstimmung durch die soziale Alarmierung im Stock reagieren die Bienen positiv phototaktisch, streben dem Flugloch zu und gelangen so ins Freie. Dann setzt der 1. Orientierungsflug mit seinem charakteristischen Verhaltensmuster ein, bei dem die Bienen, dem Flugloch zugewandt, auf einer symmetrischen Zick-Zack-Bahn um die Senkrechte auf der Stockfront vorzuschweben beginnen. Nach dieser ersten — sehr kurzen — Phase des Vorschwebens, der die Funktion einer Fixierung des Fluglochbereiches zukommen könnte, wird das zweifellos angeborene Bewegungsmuster durch eine positiv phototropotaktische Reaktion so ausgerichtet, daß die Bienen in einer zweiten Phase — weiterhin dem Stock zugewandt — um die Achse Flugloch –Sonnenazimut vorschweben und sich dabei auf die Sonne zubewegen. Es wird zum Sonnenazimut (Licht) eine Beziehung im Sinne eines angeborenen Sollwertes (Schöne 1973) hergestellt. Während des Vorschwebens mit vorgegebener Kursrichtung wird der Raumbezug des Flugloches am Stand durch optische Marken festgestellt und erlernt. Im 2. Abschnitt des Fluges werden kreisähnliche Bahnen gezogen, auf denen sich die Bienen zunehmend in Richtung Sonne entfernen und von starkem Wind verdriftet werden können. In dieser Phase wird vermutlich die Lagebeziehung des Standes zu auffälligen Landmarken festgestellt. Die Lichtquelle richtet den Flug im Sinne einer positiven Phototaxis. Das könnte zum Erlernen einer Sequenz räumlicher Orientierungsreize in einer Leit*richtung* führen, die nach der Umkehr in ca. 400—750 m Entfernung auf dem Rückflug — u. U. negativ phototaktisch gerichtet — bei der dann beginnenden Wiederorientierung in umgekehrter Folge abgerufen werden können. Der Stand wird aus der Abflugrichtung angeflogen und das beim Vorschweben erlernte optische Orientierungsmuster wieder aufgesucht. Das heißt, die beim Abflug gelernte Beziehung zu Bezugsreizen wird hergestellt.

Unter Zugrundelegung dieser Deutung müßte es bei gleichartig aussehenden — in einer Reihe aufgestellten — Stöcken zu einem Verfliegen der Bienen aus der Mitte in Richtung Sonnenposition führen. Dies wird durch die Ergebnisse von Jay (1966, 1968) bestätigt, der in entsprechenden Versuchen eine „Drifting"-Tendenz beschrieben hat: Ein stärkeres Verfliegen nach Süden, bei Reihen, deren Fluglochöffnungen nach Ost oder West zeigten und eine Drift nach West bei Fluglochöffnungen nach Nord oder Süd. Dabei ist davon auszugehen, daß das Verfliegen hauptsächlich während der 1. Orientierungsflüge vorkommt, wofür die Ergebnisse von Jay und die von Rauschmeyer (1928) sprechen, und daß das Vorspiel vornehmlich mittags bzw. am frühen Nachmittag, also bei einer Sonnenposition etwa von Süd bis Südwest, stattfindet (siehe Einleitung). Auch der in III. 3. Abb. 12 dargestellte Versuch kann als experimenteller Ansatz zur Überprüfung der aufgestellten Hypothese gelten. Das Ergebnis stützt die o. g. Vorstellungen über den Orientierungsvorgang beim 1. Orientierungsflug.

Das Verhaltensmuster Orientierungsflug mit seinen Ab- und Anflugkomponenten scheint in besonderem Maße der Aufgabe angepaßt zu sein, durch nur einen Lernakt Kennzeichen und Lagebezug eines Ortes im Raum zu Bezugsreizen in näherer und größerer Entfernung zu lernen; das zeigen auch die Versuche mit *Philanthus*, *Vespa germanica*, *Polistes* und *Ammophila* der o. g. Autoren und Lernvorgänge bei der Futterplatzdressur von Honigbienen. Sammelbienen stellen nämlich beim Anflug an eine neue Futterquelle (vergleichbar der Vorschwebphase beim Orientierungsflug) den Raumbezug zu optischen Bezugsreizen in unmittelbarer Nähe fest und lernen beim Abflug, der sich auch in Form von Kreisen und Schleifen vollzieht, deren Bezug zu Landmarken der weiteren Umgebung (Opfinger 1931).

Nach Schöne (1973) sind Vorgänge der Richtungsbestimmung resp. Auslösung nicht zum Orientierungsvorgang im engeren Sinn des Wortes zu rechnen; beim 1. Orientierungsflug der Honigbienen sollten sie jedoch im Gesamtzusammenhang dieser Orientierungshandlung unter dem Aspekt der für die Orientierung verwerteten Informationsquellen mit betrachtet werden.

— Bedingt durch die soziale Lebensweise erhalten die jungen Bienen eine soziale Information mit der Qualität eines sozialen Zeitgebers, die durch ein Zeitsignal das „wann" der Orientierungshandlung bestimmt. Ihre biologische Bedeutung liegt offenbar darin, den 1. Orientierungsflug unter bestimmten äußeren Bedingungen auszulösen, an die das Orientierungsverhalten angepaßt ist. Eine große Bedeutung als auslösendem und richtendem Faktor kommt dabei dem Bezugssystem Sonne zu. Man darf wohl annehmen, daß die das Vorspiel auslösenden Faktoren auch auf die jungen Bienen nach dem Verlassen des Stockes auslösend wirken, da sie z. B. beim Fehlen einer Bezugslichtquelle (Sonne) nicht abfliegen (Teil 1; Teil 2, III., 2.).

Als eine weitere Form der sozialen Information muß die Orientierungshilfe durch die Bienen angesehen werden, die beim Vorspiel auf dem Flugbrett in größerer Zahl sterzeln — offenbar auch phototaktisch ausgerichtet — und den Ort des Nestes im Raum durch einen spezifischen Duft markieren.

— Als Information, die das Erbgut den Bienen für ihren 1. Orientierungsflug liefert, dürfen wohl das Verhaltensmuster der Orientierungshandlung selbst und für den

Orientierungsvorgang der vorgegebene Sollwert hinsichtlich der Richtung zur Sonne (Lichtquelle) angesehen werden.

- Durch räumliche Bezugsreize, z. B. Sterzelduft, optische Marken und eine Lichtquelle (Sonne, hellste Stelle am Himmel) bekommen die Bienen Rauminformation, die durch Lernvorgänge in das vorher „leere"

- Individualgedächtnis eingespeichert wird und den Bienen als Gedächtnisinformation die Wiederorientierung an richtenden Außenreizen ermöglicht.

Jander (1963, 1965) ordnet die Mechanismen der Lichtrichtungsorientierung steigender Komplexität bei Arthropoden in enger Anlehnung an das natürliche System unter phylogenetischen Gesichtspunkten. Danach leitet sich bei den Insekten aus der phylogenetisch alten Phototropotaxis (- Grundorientierung) die Photomenotaxis ab. Die komplexeste Form der Menotaxis, die „Astrotaxis", kennzeichnet eine konstante Kompaßrichtung, die mit Hilfe eines wandernden Gestirns unter Einrechnung der Azimutverschiebung eingehalten wird.

Eingeflogene Sammelbienen sind zur Kompaßorientierung befähigt. Sie können die Mechanismen der Menotaxis bzw. astronomischen Orientierung jedoch erst nach einer Vielzahl von Lernakten (300—500 Sammelflüge) anwenden, wie Lindauer (1959) nachgewiesen hat. Das gilt auch für Formica (Jander 1965). In diesem Zusammenhang gewinnt Bedeutung, daß junge Bienen bei der ersten Begegnung mit dem für die Honigbiene so wichtigen Bezugssystem Sonne Reaktionen der Grundorientierung (positive und negative Phototropotaxis) zeigen. Im Leben der Honigbiene kommt damit zuerst die ursprünglichere Form der Lichtrichtungsorientierung zur Anwendung, bevor durch Lernvorgänge die Fähigkeit zum Gebrauch der abgeleiteten Menotaxis und dann der Astrotaxis erworben wird.

Zusammenfassung

I, 1. Der 1. Orientierungsflug junger Honigbienen wird durch eine soziale Alarmierung ausgelöst. Ältere Stockbienen erzeugen im Stock zu bestimmten Zeiten durch erregtes Laufen und Rempeln ein Signal, auf das junge Bienen mit charakteristischen Verhaltensänderungen reagieren: sie beginnen erregt zu laufen und verhalten sich plötzlich positiv phototaktisch. Sie streben der hellsten Stelle des Stockes — dem Flugloch — zu und gelangen so ins Freie. Durch die gleichzeitige Reaktion sehr vieler junger Bienen kommt es zu der Erscheinung des Vorspiels.

Die soziale Alarmierung wirkt bei jungen Bienen frühestens am 5. Lebenstag; von diesem Tage an führen Bienen Orientierungsflüge durch.

Das phototaktische Verhalten gegenüber geringen Lichtintensitäten ändert sich während der ersten Lebenstage in Abhängigkeit vom Alter und erreicht einen Grenzwert am 5. Lebenstag. Das könnte die Alarmierbarkeit in diesem Alter mit erklären.

2. Vor dem 1. Orientierungsflug verfolgen junge Bienen keine Tänze; sie verlassen den Stock ohne Tanzinformation.

3. Die soziale Alarmierung wird als „sozialer Zeitgeber" gedeutet. Die Ergebnisse werden unter diesem Aspekt diskutiert.

II, 1. Bei ihrem 1. Orientierungsflug wenden sich die Bienen sofort nach dem Verlassen des Stockes dem Flugloch zu, schweben etwa in Fluglochhöhe 7—10 Sekunden vor und fliegen in Form von Kreisen bevorzugt in eine Richtung davon. Der Flug dauert etwa 4 Minuten.

2. Durch nur einen Lernakt prägen sich die jungen Bienen bei ihrem 1. Orientierungsflug die Lage des Stockes im Raum ein.

Der bienensubjektive Ort des Flugloches am Stand wird bestimmt durch die optische Markierung des Stockes und/oder seine relative Lagebeziehung zu optischen Bezugsmarken bis zu einer bestimmten Entfernung vom Flugloch.

Durch die räumliche Beschreibung des Vorschwebens wird die Frage aufgeworfen, ob dem binokularen Sehbereich bei der Orientierung am Stand eine besondere Bedeutung zukommt.

3. Die Sonne bzw. eine Lichtquelle richten das Vorschweben im Sinne einer positiven Phototropotaxis.

Die Bienen fliegen beim 1. Orientierungsflug — positiv phototaktisch — bevorzugt in Richtung Sonne davon. Starker Wind verdriftet sie.

Bei der Heimkehr fliegen sie, vermutlich aus Richtung Sonne kommend, den Stand an.

III. Es wird versucht, den Orientierungsvorgang beim 1. Orientierungsflug der Honigbiene zu beschreiben. Die Ergebnisse werden diskutiert hinsichtlich ihrer praktischen Bedeutung für das Verfliegen, unter dem Aspekt der für die Orientierung verwerteten Informationsquellen und im Hinblick auf den Mechanismus der Lichtrichtungsorientierung.

Literatur

Autuori, M.: La fondation des sociétés chez les *Fourmis champignonnistes* du genre „Atta". In: Fondation Singer-Polignac, L'instinct dans le comportement des animaux et de l'homme. Paris 1956. (Zit. nach Medugorac u. Lindauer 1967.)

Baerends, G. P.: Fortpflanzungsverhalten und Orientierung der Grabwespe *Ammophila campestris* Jur. Tijdschrift voor Entomol. Deel **84** (1941), 68—275.

Baumgärtner, H.: Der Formensinn und die Sehschärfe der Bienen. Z. vergl. Physiol **7** (1928), 56—143.

Becker, L.: Untersuchungen über das Heimfindevermögen der Bienen. Z. vergl. Physiol. **41** (1958), 1—25.

Beetsma, J., de Ruiter, L., and de Wilde, J.: Possible influence of Neotenine and Ecdyson on the sign of phototaxis in the eyed hawk caterpillar (*Smerinthus occellata* L.). J. Ins. Physiol. **8** (1962), 251—257.

Berthold, R. jr., and Benton, A. W.: Honey bee photoresponse as influenced by age. Part I.: Workers. Ann. Entomol. Soc. Amer. **63** (1970a), 136—139.

— Honey bee photoresponse as influenced by age. Part II: Drones and queens. Ann. Entomol. Soc. Amer. **63** (1970b), 1113—1116.

Biedermann, M.: Neurosekretion bei Arbeiterinnen und Königinnen von *Apis mellifica* L. unter natürlichen und experimentellen Bedingungen. Z. wiss. Zool. **170** (1964), 256—308.

Boch, R.: Unveröffentlichte Versuche über die Orientierung der Honigbiene. Zit. bei Jander, R.: Z. vergl. Physiol. **40** (1957), 162—238.

Brandt, H.: Untersuchungen über die Änderung der photo- und geotaktischen Reaktionen der Nonnenraupe *Lymantria monacha* L. im Verlaufe des Raupenlebens. Z. vergl. Physiol. **24** (1937), 188—197.

Buttel-Reepen, H. v.: Sind die Bienen Reflexmaschinen? Leipzig 1900.

Demoll, R., und Scheuring, L.: Die Bedeutung der Ocellen der Insekten. Zool. Jahrbuch Abt. Zool. und Physiol. **31** (1912), 519—628.

Fraenkel, G. S., und Gunn, D. L.: The orientation of animals. Kineses, Taxes, Compass reactions. New York 1961.

Freisling, J.: Die Nestorientierung von *Vespa germanica* und ihre Bedeutung für das Staatsganze. Z. Tierphysiol. **2** (1939), 75—80.

— Zur Psychologie der Feldwespe. Z. Tierpsychol. **5** (1943), 438—463.

Frisch, K. v.: Der Farbensinn und Formensinn der Bienen. Zool. Jb. (Physiol.) **35** (1914/1915) 1—188.

— Tanzsprache und Orientierung der Bienen. Berlin 1965.

Hammann, E.: Wer hat die Initiative bei den Ausflügen der Jungkönigin, die Königin oder die Arbeitsbienen? Insectes Soxiaux **4** (1957), 91—106.

Hölldobler, B., und Maschwitz, U.: Der Hochzeitsschwarm der Roßameise *Camponutus herculeanus* L. (Hym. Formicidae). Z. vergl. Physiol. **50** (1965), 551—568.

Hüsing, J. O., und Stawowy, P.: Zur Frage der Auslösung des Jungbieneneinfluges. Wiss. Z. d. Martin-Luther-Univ. Halle, Math. Nat. **8** (1959), 1121—1122.

Jacobs-Jessen, U. F.: Zur Orientierung der Hummeln und einiger anderer Hymenopteren. Z. vergl. Physiol. **41** (1959), 597—641.

Jander, R.: Grundleistungen der Licht- und Schwereorientierung von Insekten. Z. vergl. Physiol. **47** (1963), 381—430.

— Die Phylogenie von Orientierungsmechanismen der Arthropoden. Verh. Dt. Zool. Ges. Jena **66** (1965), 266—306.

— Ein Ansatz zur modernen Elementarbeschreibung der Orientierungshandlung. Z. Tierpsychol. **27** (1970), 771—778.

Jay, S. C.: Drifting of honeybees in commercial apiaries. II. Effect of various factors when hives are arranged in rows. J. apic. Res. **5** (1966), 103—112.

— Drifting of honeybees in commercial apiaries. IV. Further studies of the effect of apiary layout. J. apic. Res. **7** (1968), 37—44.

Koller, S.: Neue graphische Tafeln zur Beurteilung statistischer Zahlen. Darmstadt 1969.

Kühn, A.: Die Orientierung der Tiere im Raum. Jena 1919.

Van Laere, O.: Physiologie of the honeybee corpora allata: I. Studies on queens, drones and workers kept in natural conditions. J. apic. Res. **10** (1971), 119—124.

Lindauer, M.: Ein Beitrag zur Frage der Arbeitsteilung im Bienenstaat. Z. vergl. Physiol. **34** (1952), 299—345.

— Schwarmbienen auf Wohnungssuche. Z. vergl. Physiol. **37** (1955), 263—324.

— Über die Verständigung bei indischen Bienen. Z. vergl. Physiol. **38** (1956), 521—557.

— Angeborene und erlernte Komponenten in der Sonnenorientierung der Bienen. Bemerkungen und Versuche zu einer Untersuchung Kalmus. Z. vergl. Physiol. **42** (1959), 43—62.

Markl, H., and Lindauer, M.: Physiology of insect behaviour, in M. Rockstein (Hrsg.): The physiology of insecta Vol. II. New York, London 1965.

Martin, P.: Die Steuerung der Volksteilung beim Schwärmen der Bienen. Zugleich ein Beitrag zum Problem der Wanderschwärme. Insectes Sociaux **10** (1963), 13—42.

Mautz, D.: Der Kommunikationseffekt der Schwänzeltänze bei *Apis mellifica carnica* (Pollm.). Z. vergl. Physiol. **72** (1971), 197—220.

Meder, E.: Über die Einberechnung der Sonnenwanderung bei der Orientierung der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. **40** (1958), 610—641.

Medugorac, I., und Lindauer, M.: Das Zeitgedächtnis der Bienen unter dem Einfluß von Narkose und von sozialen Zeitgebern. Z. vergl. Physiol. **55** (1967), 450—474.

Müller, E.: Experimentelle Untersuchungen an Bienen und Ameisen über die Funktionsweise der Stirnocellen. Z. vergl. Physiol. **14** (1931), 348—384.

Opfinger, E.: Über die Orientierung der Biene an der Futterquelle. Z. vergl. Physiol. **15** (1931), 431—487.

Rauschmeyer, F.: Das Verfliegen der Bienen und die optische Orientierung am Bienenstand. Arch. Bienenk. **9** (1928), 249—322.

Rösch, G. A.: Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat. I. Teil: Die Tätigkeiten im normalen Bienenstaate und ihre Beziehungen zum Alter der Arbeitsbienen. Z. vergl. Physiol. **2** (1925), 571—632.

Sakagami, S. F.: Untersuchungen über die Arbeitsteilung in einem Zwergvolk der Honigbiene Beiträge zur Biologie des Bienenvolkes, *Apis mell.* L. I. Jap. J. Zool. **11** (1953), 117—185.

Schmidt, H.: Zur Frage der Störung des Bienengedächtnisses durch Narkosemittel, zugleich ein Beitrag zur Störung der sozialen Bindung durch Narkose. Z. vergl. Physiol. **47** (1964), 559—595.

Schöne, H.: Raumorientierung, Begriffe und Mechanismen. Fortschritte der Zool. **21** (1973), 1—19.

Schricker, B.: Die Orientierung der Honigbiene in der Dämmerung. Zugleich ein Beitrag zur Frage der Ocellenfunktion bei Bienen. Z. vergl. Physiol. **49** (1965), 420—458.

Schuà, L.: Untersuchungen über den Einfluß meteorologischer Elemente auf das Verhalten der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. **34** (1952), 258—277.

Thomsen, E., und Thomsen, M.: Über das Thermopräferendum der Larven einiger Fliegenarten. Z. vergl. Physiol. **24** (1937), 343—380.

Tinbergen, N.: Über die Orientierung des Bienenwolfes (*Philanthus triangulum* Fabr.). Z. vergl. Physiol. **16** (1932), 305—334.

— und Kruyt, W.: Über die Orientierung des Bienenwolfes (*Philanthus triangulum* Fabr.). Z. vergl. Physiol. **25** (1938), 292—334.

— van der Linde, J.: Über die Orientierung des Bienenwolfes. IV. Heimflug aus unbekanntem Gebiet. Biol. Zbl. **58** (1938), 425—435. (Zit. nach Markl und Lindauer 1965.)

Urban, F.: Der Lauf der entflügelten Honigbiene *(Apis mellifica)* zum Licht und der Einfluß von Eingriffen an Receptoren, Centralnervensystem und Effectoren. Z. wiss. Zool. **140** (1932), 291—355.

Vollbehr, J.: Zum phototaktischen Laufverhalten junger Honigbienen (*Apis mellifica* L.). Experientia **27** (1971), 1174.

De Wilde, J.: Aspects of diapause in adult insects. Arch. néerl. Zool. **10** (1954), 375—355 (?). (Zit. nach Beetsma et al. 1962.)

Manuskripteingang: 15. März 1974.

Anschrift des Verfassers: Jochen Vollbehr, Institut für Allgemeine Zoologie und Experimentelle Morphologie der Freien Universität Berlin, Fachbereich (23), 1 Berlin 33 (West), Königin-Luise-Straße 1—3.

Zool. Jb. Physiol. Bd. 79, S. 70—76 (1975)

Aus der Sektion Biologie — Tierphysiologie — der Friedrich-Schiller-Universität Jena

Untersuchungen zur Beeinflussung des Herzschlages von *Periplaneta americana* L. unter den Bedingungen der Kurzzeitkultur von Herzsegmentpräparaten *in vitro*[1])

Studies on the Influence of the Heart Beat of *Periplaneta americana* L. in Short Time Culture of Heart Segment Preparations *in vitro*

Von Wieland Hertel

Mit 5 Abbildungen

Abstract

A heart test of insects in short time cultures in vitro is described. The heart segment preparations of *Periplaneta americana* show clear rhythmicity under these conditions. Acetylcholine does not influence the heart beat of denervated as well as innervated heart preparations. Dopamine and serotonine stimulate very much the activity of the denervated and innervated heart preparations. Neurohormone D shows a great stimulatory effect on the frequency of the heart beat in vitro in denervated as well as innervated heart segment preparations. Therefore a direct influence of neurohormone D on the myocard in vitro can be assumed.

I. Einleitung

Umfangreiche Untersuchungen zur Physiologie des Insektenherzschlages haben in den letzten Jahren zu einer wesentlichen Erweiterung unserer Kenntnisse sowohl über die elektrophysiologischen Grundlagen als auch über die Regulationsmechanismen geführt (Übersicht: Richter 1973; Richter und Gersch 1974). Als Versuchsobjekt standen Blattiden, insbesondere *Periplaneta americana*, im Vordergrund. Alle bisher vorliegenden Untersuchungen wurden *in vivo*, im wesentlichen jedoch *in situ* vorgenommen, wobei die Präparation nach Yeager (1939) zugrunde lag. Verfeinerte Präparationen ermöglichten Untersuchungen an denervierten Herzen und einzelnen denervierten Herzsegmenten (Miller und Metcalf 1968; Hertel 1971). In vorliegender Arbeit sollte geprüft werden, inwieweit es möglich ist, Untersuchungen zum Herzschlag *in vitro* unter Kulturbedingungen durchzuführen.

Durch die Untersuchungen von Miller und Metcalf (1968) und Miller (1971) darf die myogene Natur des Herzschlages von *P. americana* als gesichert angesehen werden. Dies läßt *in vitro*-Experimente als aussichtsreich erscheinen.

1) Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. M. Gersch, zum 65. Geburtstag gewidmet.